ARBEITEN

AUS DEN

ZOOLOGISCHEN INSTITUTEN

DER

UNIVERSITÄT WIEN

UND DER

ZOOLOGISCHEN STATION IN TRIEST.

BEGRÜNDET VON

CARL CLAUS

FORTGEFÜHRT VON

D^R. KARL GROBBEN
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES I. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN

UND

D^R. BERTHOLD HATSCHEK
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES II. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN.

TOM. XVIII.

Mit 18 Tafeln und 53 Textfiguren.

WIEN, 1910.

ALFRED HÖLDER,
K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,
BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN,
I., ROTENTURMSTRASZE 13.

E969

1343

XVIII. Band.

Inhalt.

Seite

H. Joseph, Die Amoebocyten von Lumbricus. Ein Beitrag zur Naturgeschichte der cellulären Centren. Mit 3 Tafeln und 30 Textfiguren 1

Jovan Hadži, Die Entstehung der Knospe bei Hydra. Mit 2 Tafeln . . 61

H. Joseph, Histologische Beobachtungen am Anthropoidenovarium. Mit 1 Tafel und 7 Textfiguren 83

Prof. Dr. Theodor Pintner, Das ursprüngliche Hinterende einiger Rhynchobothrienketten. Mit 2 Tafeln 113

Erna Brünauer, Die Entwicklung der Wirbelsäule bei der Ringelnatter. Mit 3 Tafeln und 2 Textfiguren 133

Valeria Neppi, Über die im Golfe von Triest vorkommenden Medusen der Gattungen Irene und Tima. Mit 5 Textfiguren 157

Dr. Heinrich Micoletzky, Die Turbellarienfauna des Golfes von Triest . 167

Adalbert Defner, Der Bau der Maxillardrüse bei Cirripedien. Mit einer Tafel und 2 Textfiguren 183

Karl Knauer, Die Bauchmuskulatur der Fische. Mit 3 Tafeln und 6 Textfiguren 207

Franz Staff, Organogenetische Untersuchungen über Criodrilus lacuum Hoffmstr. Mit 2 Tafeln 227

Josef Hönig, Die Neurochorde des Criodrilus lacuum Hoffmstr. Mit 1 Tafel und 1 Textfigur 257

Die Amoebocyten von Lumbricus.

Ein Beitrag zur Naturgeschichte der cellulären Centren.

(Mit drei Tafeln und 30 Textfiguren.)

Von

H. Joseph, Wien.

Einleitung.

Einige Resultate der im Folgenden geschilderten Untersuchungen wurden bereits vor einer Reihe von Jahren (1901) in einem Vortrage von mir mitgeteilt. Doch will ich gleich hier bemerken, daß ich diesmal gegenüber der erwähnten vorläufigen Mitteilung auf Grund neuerdings gemachter eigener und fremder Erfahrungen und Deutungen in manchen Fragen einen etwas veränderten Standpunkt werde einnehmen müssen. Meine ersten und wie ich auch sagen kann, weiterhin für mich maßgebenden Beobachtungen habe ich an einem Lumbricusmaterial gemacht, das, obwohl quantitativ spärlich, mir eine erstaunliche Fülle der interessantesten und klarsten histologischen Bilder lieferte; so gaben mir die betreffenden Präparate den ersten Anlaß zur Untersuchung der Neuroglia bei Anneliden und zur Feststellung der in der Wirbeltierhistologie bereits scharf erkannten „Gliafaser" als spezifisches Element dieses Gewebes auch bei den Wirbellosen, leisteten mir bei meinen Studien über Flimmerzellen wertvolle Dienste u. a. Was die Spezies der vorliegenden Regenwurmform betrifft, so kann ich heute leider nur feststellen, daß sie dem Genus Lumbricus angehörte. Ich habe das Material im Jahre 1898 in Prag in Sublimatkochsalzlösung konserviert. Seither war ich mehrfach bemüht, ein gleich oder ähnlich günstiges Objekt unter den einheimischen Lumbriciden zu finden, doch ist mir dies nur insofern gelungen, als ich manches Detail, das ich in den alten Präparaten auffand, gerade noch wiederfinden und bestätigen konnte, niemals aber begegneten mir trotz zahlreichster Versuche unter den neuen Präparaten solche, die eine ebenso günstige histologische Beschaffenheit gezeigt hätten, als dies bezüglich der älteren der

Fall war. Deshalb wird sich meine Beschreibung in erster Linie auf die letzteren beziehen und nur vergleichsweise und zur Bestätigung auf die anderen Rücksicht nehmen. Ich hätte vielleicht mit der definitiven Publikation mit Rücksicht auf den Wunsch nach reichlicherem Material noch länger gezögert, wenn das vor einigen Monaten erschienene Werk M. Heidenhains „Plasma und Zelle" mit seiner gründlichen Durcharbeitung des Kapitels „Zentralkörper" und mit seinen darin ausgesprochenen allgemeinen Anschauungen mich nicht veranlaßt hätte, auch meinerseits in Bezug auf dieses wichtige Thema der Cytologie Stellung zu nehmen. Meine Befunde an den Zentralkörpern der Regenwurmamoebocyten schienen mir aber eine solche Stellungnahme zu erfordern.

Es lag ursprünglich in meiner Absicht, den gesamten zelligen Inhalt der Leibeshöhle, der ja schon von vielen Forschern nach verschiedenen Richtungen hin untersucht worden war, einer genaueren Darstellung zu unterwerfen, zumal mir schon bei meinen ersten orientierenden Untersuchungen Einiges aufgefallen war, was mit dem in der Literatur Enthaltenen nicht stimmen wollte. In meiner vorläufigen Mitteilung habe ich auch auf das Erscheinen einer derartigen ausführlichen Publikation hingewiesen. Doch haben mich im weiteren Verlaufe meiner Bestrebungen in dieser Richtung die feinen Bauverhältnisse der „Amoebocyten" (Rosa) in so außerordentlichem Maße gefesselt, daß ich alsbald beschloß, mich wenigstens vorläufig an diesen interessanten Zelltypus zu halten. Dazu kam der alsbald eingesehene Umstand, daß eine Gesamtdarstellung des zelligen Leibeshöhleninhaltes, sollte sie ausführlich und erschöpfend sein, sehr ausgedehnte systematische, morphologische und physiologische Untersuchungen erfordert hätte, für welche die näheren Umstände, namentlich auch mehrere andere gleichzeitig im Gange befindliche Untersuchungen, nicht günstig waren. Da mich im Verlaufe meiner Untersuchungen, wie gesagt, in erster Linie rein cytologische Probleme interessierten, lag es auch weniger in meinem Plane, eine Gesamtnaturgeschichte der Amoebocyten zu liefern.

Die Strukturen, die mich beschäftigten, sind derartige, daß man sie am lebenden Objekte und am Totopräparate kaum wahrnehmen, geschweige denn genauer analysieren kann, und so kommt es, daß ich in meiner Darstellung auf die Resultate dieser letzteren, freilich von mir nicht unterlassenen Untersuchungsmethoden verzichtete, da dieselben die an Schnitten gewonnenen Erfahrungen in keiner Weise zu ergänzen oder richtig zu stellen vermochten. Wir

sind ja in bezug auf feinste Strukturstudien noch immer auf die Schnittmethoden angewiesen, besonders wenn es sich, wie in meinem Falle, um ziemlich große, kugelige Zellgebilde handelt. Eines sei jedoch bezüglich der Technik hervorgehoben. Es wird mir mit der Zeit immer klarer, daß die ausschließliche Verwendung der Paraffinmethode mit ihren hohen Wärmegraden, denen sie die Objekte aussetzt, einen Schaden für die cytologische Untersuchung bedeutet, und ich bin daher in letzter Zeit immer bestrebt gewesen, mich der schonenden, freilich bedeutend umständlicheren und schwierigeren Zelloidineinbettung auch für Schnitte von nur wenigen μ Dicke, wenigstens zur Kontrolle zu bedienen, und bin mit diesem Verfahren bei verschiedenen Gelegenheiten (so auch bei der Untersuchung von Protozoen) sehr zufrieden gewesen. Zur Färbung meiner Schnittpräparate wurde fast ausschließlich M. Heidenhains Eisenhämatoxylinverfahren in Verbindung mit Bordeaux oder Orange angewandt.

Anhangsweise soll einiger gelegentlicher Beobachtungen gedacht werden, die mir, ohne daß ich auf die Amoebocyten direkt Bezug nehme, interessant genug erscheinen, mit Rücksicht auf einige Angaben meiner Vorgänger mitgeteilt zu werden; dieselben beziehen sich auf die Schicksale der abgelösten und im Coelom flottierenden Chloragogenzellen.

Auf Grund der ausgezeichneten Untersuchungen Rosas, deren Resultate wohl heute allgemeine Geltung beanspruchen dürfen, können wir bei den Lumbriciden folgende Typen von Lymphocyten des Coeloms unterscheiden:

1. *Linfociti mucosi* (Mucocyten),
2. *Linfociti oleosi* (Eleocyten),
3. *Linfociti ameboidi* (Amoebocyten),
4. *Linfociti vacuolari.*

Von diesen 4 Formen kommen dem Genus Lumbricus nur die „Amoebocyten“ und die „vakuolären Lymphocyten“ zu.

Es erscheint mir sehr bemerkenswert und auffallend, daß Rosa sowie alle anderen früheren Autoren über das Vorhandensein von Zentralkörpern, Sphären etc. in den Lymphocyten nur spärliche oder keine Angaben machen, während mir diese Strukturen gleich bei meinen ersten Untersuchungen als sehr auffallende und schon mit schwachen Linsen nachweisbare Gebilde entgegentraten. Bei Rosa finden wir gelegentlich der Besprechung der „vakuolären Lymphocyten“ die Erwähnung und Abbildung einer sternförmigen zentralen Plasmaverdichtung, die nach seiner Ansicht vielleicht ein Centrosoma enthalten könnte. Ausführlicher beschreibt er

„Centrosphären“ in den Eleocyten von Allolobophora foetida. Diese Beschreibung mag, da wir uns gelegentlich auf dieselbe beziehen werden, hier kurz wiedergegeben sein.

Rosa fand in den Eleocyten zentral gelegen einen scharf begrenzten kugeligen Körper ohne jede radiäre Struktur und durchaus homogen gefärbt, ähnlich dem Chromatin. Der Durchmesser beträgt ungefähr 1 μ. Er nennt dieses Gebilde „Centrosfera“. Doppelte Centrosphären sah er nie (gegen Bürger, der solche in den Zellen des Rhynchocoeloms einer *Nemertine* fand). Um die Centrosfera zeichnet Rosa eine „Attraktionssphäre“ mit radiären Fäden, die vom Rande der „Centrosfera“ bis zur Oberfläche der Zelle zu verfolgen sind. Exzentrisch im Zelleib, gewöhnlich um den Durchmesser einer „Centrosfera“ von dieser entfernt, liegt der Kern.

Als besonders bemerkenswert hebt Rosa hervor, daß er in den Amoebocyten keine Zentralkörper gefunden habe, während ich dem gegenüberstellen kann, daß ich solche, wenn auch nicht immer in jener noch zu schildernden bedeutenden Größe und schönen Ausbildung, bei allen darauf untersuchten Lumbriciden feststellen konnte. Nur bei den vakuolären Lymphocyten erwähnt Rosa einer zentralen Plasmaverdichtung, in der vielleicht ein Centrosoma enthalten sein könne.

Sonst kann ich in der Literatur über Anneliden-Lymphocyten vor meiner zitierten vorläufigen Mitteilung keine Angabe über Zentralkörper finden.

K. C. Schneider in seinem 1902 erschienenen Lehrbuch der vergleichenden Histologie gedenkt derselben kurz und ohne Beigabe einer Abbildung; in seinem neuen „Histologischen Praktikum“ befindet sich eine von mir nach meinem Präparat angefertigte Figur, die manches von dem zeigt, was Gegenstand meiner heutigen Betrachtung ist. (Dieselbe ist nach meiner Fig. 4 auf Tafel I kopiert.)

Eigene Befunde.

Der Regenwurm, der das Hauptmaterial für meine Untersuchungen darbot, zeigte einige Erscheinungen, deren Erwähnung vielleicht nicht überflüssig ist. Erstens enthielt er in seinem Coelom ausschließlich nur solche Lymphocyten, welche dem Typus der Amoebocyten (Rosa) eingereiht werden konnten. Die in anderen Lumbricus ungemein häufigen vakuolären Lymphocyten fehlten scheinbar vollständig. Freilich konnte ich unter den beobachteten Amoebocyten nach Größe, Inhalt, Pseudopodienbeschaffenheit, Kern- und Zentralkörperverhältnissen ein paar ziemlich scharf

charakterisierte Typen unterscheiden, wovon noch die Rede sein soll. Im Gegensatze zu den bisherigen Schilderungen, namentlich zu denen von Rosa, gab es sehr zahlreiche Amoebocyten mit mehreren bis außerordentlich zahlreichen Kernen und dasselbe konnte, wenn auch in bescheidenerem Grade, für die Zentralkörper festgestellt werden. Bezüglich der Menge der Amoebocyten ist es natürlich sehr schwer, auch nur ein annähernd des Urteil abzugeben, da man ja nie weiß, wieviel von dem Leibeshöhleninhalt durch die Rückenporen während der Abtötung ausgestoßen wurde und inwiefern momentane, physiologisch bedingte Differenzen zwischen den einzelnen Körperregionen herrschen, welche die Zahl der vorhandenen Lymphocyten beeinflussen. Doch habe ich den allgemeinen Eindruck, daß in den erwähnten Präparaten (im Vergleich zu zahlreichen anderen Befunden) die Amoebocyten in außerordentlich großer Anzahl vorhanden sind. Gleichzeitig fiel mir auf, daß das Tier in besonders hohem Grade durch Nematoden infiziert war *(Rhabditis)*. Letztere fanden sich massenhaft im Lumen der Harnblase, im Epithel der Ampulle des Nephridiums, in der Muskulatur, auch frei im Coelom und selbst in der Epidermis, in welcher sie weitgehende Zerstörungen hervorgerufen hatten. An solchen Stellen, wo die Nematoden im Gewebe lagen, waren meist zahlreiche Amoebocyten angehäuft, desgleichen waren, wie dies ja schon früher vielfach geschildert wurde, die im Coelom befindlichen Parasiten durch dichte Schichten von Amoebocyten eingekapselt. Vielleicht besteht zwischen der Infektion und den Amoebocyten eine Beziehung, die sich nicht nur in deren Menge kundgibt, sondern auch das häufige Vorkommen von sonst nicht oder selten beobachteten Formen (polynukleäre Zellen, Riesenformen, Mitosen etc.) verursacht.

Noch eines allgemein beobachteten Umstandes sei hier gedacht. An den wohl mehreren Tausenden von Amoebocyten, die ich in Augenschein nahm, konnte ich nur in einer verschwindend geringen Zahl von Fällen Phagocytose feststellen. Ich betone dies weniger mit Rücksicht auf etwaige Fremdkörper, da solche mit Ausnahme der zu einer echten Phagocytose wegen ihrer Größe nicht geeigneten Nematoden und einiger undefinierbarer Gebilde nicht vorhanden waren, als vielmehr mit Rücksicht auf jene, vom Regenwurmkörper selbst erzeugten korpuskulären Elemente, die nach den Angaben mancher Autoren Gegenstand der Phagocytose seitens der Lymphocyten sein sollen. Dahin gehören die Granula der Chloragogenzellen und die den peritonealen Endothelien und den Bindegewebszellen

entstammenden Bakteroide (Kristalloide). Ganz ausnahmsweise fand ich hie und da ein von einem Amoebocyten aufgenommenes Kristalloid, obwohl deren frei im Coelom zahlreiche vorhanden waren, ebenso selten konnte ich Chloragogenkörnchen nachweisen, obwohl die in situ befindlichen Chloragogenzellen selbst, sowie die noch zu besprechenden abgelösten Zellen dieser Art dicht damit erfüllt waren. Freilich werde ich zu schildern haben, daß die Granula der abgelösten Chloragogenzellen ganz bestimmte Veränderungen durchmachen, während deren sie ihre spezifische Beschaffenheit verlieren und das Aussehen gewöhnlicher Plasmagranulationen annehmen. Ob nun nicht ein Teil jener kleinsten Körperchen, die man auf den ersten Blick für echte Plasmagranulationen der Amoebocyten halten möchte, mit jenen veränderten Chloragogenkörnchen identisch ist, ist eine Frage, die zu entscheiden ich mich nicht getraue, zumal ich über das endliche Schicksal der abgelösten Chloragogenzellen nichts auszusagen weiß. (Bilder, die auf eine Auflösung der letzteren oder einen verwandten Vorgang schließen lassen könnten, sind mir nicht begegnet.) Andererseits erscheint mir bei der sonstigen geringen Neigung der Amoebocyten zur Phagocytose auch in diesem Falle eine solche Annahme ziemlich unwahrscheinlich.

Wie bereits erwähnt, muß ich, wenn ich die Einteilung Rosas zugrunde lege, die von mir beobachteten Zellen dem Typus seiner Linfociti ameboidi oder Amoebocyten zurechnen, wobei ich mich aber veranlaßt sehe, zufolge der recht beträchtlichen Differenzen im Bau der einzelnen Zellen, eine Anzahl von Klassen zu unterscheiden, die ich freilich nicht scharf gegen einander abgrenzen kann und die man vielleicht alle, vielleicht aber auch nur zum Teil, als Entwicklungsstadien eines und desselben Zellstammes auffassen kann. Es werden sich im Verlaufe der Schilderung zugunsten dieser Annahme einige Umstände anführen lassen.

Da ich aber vor allem die Verhältnisse der Zentralgebilde darstellen will, werde ich auf die ausdrückliche und gesonderte Schilderung der von mir unterschiedenen Zelltypen vorläufig verzichten und das diesbezüglich Nötige bei passender Gelegenheit einfügen. Hier will ich jetzt zuerst jenen Zelltypus mit seinen nächsten Varianten schildern, der mir in bezug auf die Zentralgebilde die meisten Ergebnisse und die deutlichsten Bilder geliefert hat. Diese Form (im weitesten Sinne gefaßt) ist auf den Tafeln repräsentiert durch die Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 12, 72, 73, 74, 78, 79, 81, 82, 84, 85, 86, 89, 96 und 98 und soll vorläufig als Typus I bezeichnet werden.

Der mittere Durchmesser dieser Zellen schwankt ungefähr zwischen 20—25 μ, soweit der ungefähr kugelige Zellkörper ohne Rücksicht auf die Pseudopodien in Betracht kommt. Von dem runden Plasmakörper gehen in der Regel allseitig bald breit lappige, bald etwas schlankere Pseudopodien ab, deren Plasma sich von dem zentralen höchstens durch etwas geringeren Körnchenreichtum unterscheidet, in einzelnen Fällen aber auch durch besondere Homogenität auffällt, wodurch es dann einen sehr amoebenähnlichen Eindruck hervorruft. Eine diese Erscheinung darbietende Zelle ist die in Fig. 8 gezeichnete, die aber nicht dem hier in Rede stehenden, sondern erst einem später erwähnten Typus angehört. Das Plasma erscheint mit ziemlich dicht gedrängten kleinen Granulis erfüllt. Die Kerne sind in Ein- bis Mehrzahl vorhanden und nehmen in der Regel eine periphere, oft ganz oberflächliche Lage ein. In weitaus der größten Anzahl der Fälle ist der Kern gegen das Zentrum der Zelle hin nierenförmig eingebuchtet (Fig. 1, 2, 6, 12, 84, 96 u. a.). Von der Struktur der Kerne ist nichts zu berichten, was für unsere Zwecke von Belang wäre. Zwischen der Anzahl der Kerne und der Größe der ganzen Zelle besteht eine, wenn auch nicht zahlenmäßig ausdrückbare Relation, indem größere Zellen in der Regel zahlreichere Kerne aufhalten. Infolge der beträchtlichen Größe der Zellen ist es fast immer notwendig, eine und dieselbe Zelle auf einer Anzahl von Schnitten zu verfolgen, um über deren Kernanzahl ins Klare zu kommen. Es zeigt sich dabei, wie leicht zu erwarten, daß eine viel größere Menge von Zellen polynukleär ist, als dies auf den ersten Anblick eines einzelnen Schnittes den Anschein hat. Wie wir später sehen werden, gehen Hand in Hand mit einer größeren Kernzahl andere Abweichungen vom Bau des einfachen mononukleären Typus, die sich vor allem auf die Zentralgebilde beziehen. Als Maximalzahl der Kerne in solchen noch nicht wesentlich abweichend gebauten Amoebocyten kann ich ungefähr 3—6 angeben.

Von den abgebildeten Zellen konnte ich auf Grund der Durchmusterung der Schnittserie beispielsweise feststellen, daß Fig. 1 eine wirklich mononukleäre Form sei, Fig. 3 enthielt zumindest 5 (wahrscheinlich aber 6 Kerne), Fig. 12 mindestens 4 Kerne. Mehr wie 6 Kerne konnte ich in keinem Falle zählen, ohne daß nicht auch schon der Verdacht auf nicht ganz einfache Zentralkörper vorhanden gewesen wäre, und zwar auf Grund identischer Beobachtungen und Erwägungen, wie ich sie weiter unten bei Besprechung der Riesenzellen äußern werde.

Einen Zusammenhang mehrerer Kerne untereinander, resp. gelappte oder eingeschnittene Kerne, wie man sie etwa in gewissen Lymphzellen und Riesenzellen höherer Tiere findet, sah ich nie (es sei denn, daß man sehr tiefgehende (Fig. 6, Textfigur 24) oder mehrfache Einbuchtungen (Fig. 12) in einer solchen Weise deuten wollte), so daß für eine Entstehung der Vielkernigkeit durch Amitose, so weit meine Erfahrung reicht, nicht viel angeführt werden kann. Ebensowenig aber konnte ich an den Kernen des in Rede stehenden Zelltypus Strukturen finden, die auf den Ablauf oder die Vorbereitung einer Karyokinese hinweisen, wofür übrigens auch das Verhalten der Zentralkörper keinerlei Anhaltspunkte ergab. Es muß also die leicht sich ergebende Frage nach der Entstehung der Vielkernigkeit vorläufig unerledigt bleiben, wenngleich der Amitose doch eine größere Wahrscheinlichkeit — freilich mehr *per exclusionem* — zugesprochen werden muß.

Am meisten Interesse gebührt dem Zentralgebilde dieser Zellen. Ich werde mich in der Schilderung meiner Befunde auf diesem Gebiete nach Tunlichkeit jeder scharfen nomenklatorischen Äußerung wenigstens vorläufig enthalten, was mir durch die vielfachen Differenzen in der Literatur und durch die Neuheit einiger meiner Einzeltatsachen geboten erscheint. Erst in einem späteren Abschnitte sollen meine Befunde mit anderen verglichen und eine begriffliche Feststellung versucht werden.

Die Zentralgebilde der typischen Zellform mit einem oder nur wenigen Kernen finden sich in Einzahl ungefähr im Zentrum der Plasmamasse. Die Auffindung dieser ungemein auffälligen Strukturen verursachte bei mir zunächst einen Irrtum, der, obwohl anfangs begreiflich, sich aber sofort mit Leichtigkeit als solcher nachweisen ließ. Ich glaubte Kerne vor mir zu sehen, und zwar war es nicht allein die außerordentliche Größe, sondern auch die Struktur, die dies veranlaßten. Man wird nicht in Abrede stellen, daß Bilder, wie Fig. 5 oder noch mehr Fig. 8, einen solchen Irrtum rechtfertigen. Der Zentralkörper, wie ich ihn unpräjudizierlich nennen will, ist meist ein vollkommen kugeliges Gebilde von (in diesen Zellen) 1·5—2·5 μ Durchmesser.

Die Größe des Gebildes schwankt innerhalb dieser Grenzen ungefähr entsprechend der Zellgröße. In ganz seltenen Fällen fand ich Größen, die über die angegebenen Maße weit hinausgingen; so zeigt Fig. 12 einen Zentralkörper, der im längsten Durchmesser fast 4 μ hatte, Fig. 32 maß 4 μ oder sogar ein wenig darüber. Die Fig. 21—24 zeigen die normalerweise anzutreffenden Größen

(zwischen 1·75 und 2 μ). Die Form ist gewöhnlich kugelrund, manchmal ellipsoidisch verzogen (Fig. 12 und 32), in diesem Falle vielleicht als Vorstadium für eine Zerschnürung in zwei oder mehr Körperchen aufzufassen (vgl. Fig. 25, 26, 27, 31, 33, 72, 74, 78, 79 u. a.). Der Außenkontur ist meist glatt. Abweichungen von der kugeligen oder ellipsoidischen Form kommen gelegentlich doch nicht allzu häufig vor, wie dies Fig. 13 (einem etwas abweichenden Zelltypus angehörig) zeigt. Dabei kann man die Vermutung nicht unterdrücken, ob es sich in solchen Fällen angesichts der überwiegenden Mehrheit glatt konturierter Körper nicht um eine artefizielle Deformation, hervorgerufen durch Konservierung, Einbettung oder Schnittechnik, handelt.

Der Außenkontur wird von einer deutlich färbbaren Membran gebildet, die auch bei Anwendung stärkster Linsenkombinationen keinerlei Durchbrechung erkennen oder erschließen läßt. Diese Konstatierung erscheint mir deswegen von Wichtigkeit, weil man sonst leicht glauben könnte, daß die Zentralgebilde, die ich hier schildere, den Bau einer vielfach durchbrochenen Gitterkugel haben, was für die vergleichende Betrachtung von Wichtigkeit sein wird. Das Innere des Körperchens erscheint je nach dem Extraktionsgrad des Präparates (Heidenhains Eisenhämatoxylin) blasser oder tiefer grau gefärbt und enthält ein überaus deutliches und verschieden reich entwickeltes Gerüst, das je nach dem Extraktionsgrad des Präparates aus dickeren oder zarteren Balken zusammengesetzt erscheint. Im allgemeinen kann man sagen, daß, je kleiner ein solcher Zentralkörper ist, desto geringer das Gitter ausgebildet erscheint. Die Fig. 28, 29 und 30 (dem Zelltypus der Fig. 18, 19 und 95 angehörig) zeigen solche kleinste Formen mit schwach bis gar nicht entwickeltem Gerüst. Die Ähnlichkeit dieses Gerüstes mit einem Kerngerüst ist auffallend und läßt es einigermaßen begreiflich erscheinen, wenn man beim ersten Anblick einer Zelle, deren Kern vom Schnitte nicht getroffen wurde (z. B. Fig. 5, 8, 15, 82, 85, 98), an einen Kern denkt.

Das Gerüst ist wie die Membran stark färbbar (mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz, aber auch mit Bordeaux, mit Delafieldschem Hämatoxylin, wenn auch nicht so scharf darstellbar). Das Netz dieses Gerüstes besteht aus polygonalen Maschen, besonders häufig fielen mir pentagonale Formen auf (Fig. 5, 6, 23, 25, die Photogramme 96 und 98). Der größte Teil des Netzwerkes scheint sich mehr oberflächlich zu befinden und der Membran dicht anzuliegen, doch dürfte auch das Innere der Kugel von einzelnen Balken

durchzogen sein. Diese Frage ist ja bei der Feinheit der Verhältnisse sehr schwer zu entscheiden, doch spricht für ein den Innenraum durchziehendes Balkenwerk unter anderem der Umstand, daß in den seltenen Fällen, in denen ein besonders großer Zentralkörper auf drei oder mehr Schnitten erschien, das Gerüstwerk auch im mittleren Schnitte, dem also das obere und untere Kugelsegment fehlten, zu sehen war. Niemals konnte in dem Zentralkörper eine Struktur erkannt werden, die man als granulär bezeichnen müßte, und die man etwa mit einem Centriol, Diplosom, Centriolenhaufen etc. hätte vergleichen können, wie überhaupt andere geformte Bestandteile, als die zusammenhängenden Gerüstbalken niemals in Erscheinung traten. Der zufälligerweise stärker entfärbte Zentralkörper der Fig. 20, der obendrein auch angeschnitten ist, läßt nur zwei Fragmente von Gerüstbalken, sonst aber in dem homogenen grauen Inhalte nichts anderes erkennen.

In unmittelbarer Umgebung des Zentralkörpers fiel eine Zone von Plasma auf, welche wir wohl, ohne gegen irgendwelche frühere Benennungen zu verstoßen und ohne Sorge vor einem Mißverständnisse als Sphäre oder besser als einen Bestandteil derselben bezeichnen dürfen. Der Anblick, den diese Plasmazone bot, war freilich ein nicht immer gleichartiger, doch konnten für den größten Teil dieser Differenzen mit Wahrscheinlichkeit die Ursachen aufgefunden werden. Das am meisten charakteristische, weil häufigste Bild dieser Sphärenzone konnte ich an denjenigen Zellen des in Rede stehenden Typus beobachten, die sich frei in der Leibeshöhle oder auch im Hautmuskelschlauch befanden. Das Plasma dieses Gebildes hob sich von der Umgebung durch dunklere Färbbarkeit (wohl auf größere Dichtigkeit zurückzuführen) und durch ziemlich homogenes Aussehen ab. Das Sphärenplasma stößt dicht ohne jede Unterbrechung an die Oberfläche des Zentralkörpers. Der äußere Kontur der Zone ist nicht immer streng kugelig resp. kreisförmig, sondern zeigt häufig die Neigung zu einer ziemlich unregelmäßig polygonalen Begrenzung (Fig. 3, 5). Bei Betrachtung mit stärkeren Vergrößerungen erkennt man, daß diese Plasmaschicht einen radiären Bau hat, derart, daß es fast den Anschein macht, als sei sie aus lauter senkrecht auf die Oberfläche des Zentralkörpers gestellten und dicht aneinander gedrängten homogenen Stäbchen zusammengesetzt. Ich erkläre mir diese Erscheinung damit, daß ich sie auf die Radien zurückführe, welche vom Zentralkörper in den Zelleib ausstrahlen und die auch in dem Falle, daß sie selbst durch die

Färbung nicht hervorgehoben sind, ihren Durchtritt durch die Sphäre in der geschilderten Weise markieren. Eine deutliche Beziehung hierauf zeigen die teilweise bei starken Vergrößerungen gezeichneten Fig. 5, 12, 13, 15, 25, 33, auch Fig. 40, wobei aber zu bemerken ist, daß hier noch eine andere Erscheinung mit in Betracht kommt, die weiter unten geschildert werden wird.

Sehr häufig, wie dies eine Anzahl Figuren zeigen, ist diese Plasmazone die einzige, die man als Sphäre ansprechen kann (Fig. 3, 6, 12 u. a.). Doch kommen in sehr verschiedenem Grade noch Erscheinungen zur Beobachtung, die auf eine Zusammensetzung des als Sphäre zu bezeichnenden Gebietes aus zwei Schichten hinweisen. Hier spielt in erster Linie das Vorhandensein von gröberen Granulationen und fädigen Bildungen eine Rolle. Die fädigen Bildungen will ich, basierend auf bereits vorhandenen Bescheibungen in der Literatur als Pseudochromosomen (M. Heidenhain) bezeichnen. Sie werden noch eine besondere Besprechung erfahren. Freilich muß ich gleich einschränkend bemerken, daß die Abgrenzung einer solchen zweiten, äußeren Sphärenzone dem hier in Diskussion stehenden Zelltypus I nicht oder in nicht gar deutlicher Ausbildung zukommt und ich verweise aus diesem Grunde jetzt bloß auf ein paar Abbildungen anderer Zelltypen, welche diese Komplikation der Sphäre zeigen (Fig. 7, 13, 15, 76, 78, 93).

Betreffend die Figuren 1 und 2 möchte ich nur noch bemerken, daß in diesen Zellen eine etwas größere sphärenartige Bildung zu bemerken ist, die von Radien durchsetzt an ihrer Oberfläche eine Begrenzung durch gröbere Granula zeigt, aber weder eine Gliederung in zwei Zonen, noch vor allem jene Differenzierung unmittelbar um den Zentralkörper aufweist, die wir oben geschildert haben und die am deutlichsten und übersichtlichsten etwa in Fig. 6 und 12 zum Ausdruck kommt. Die Bilder wie Fig. 1 und 2 erinnern dann in mehr als einer Hinsicht an die von Heidenhain gegebenen Leukocytenbilder, beispielsweise von *Salamandra*.

Ein in mehrfacher Hinsicht abweichendes Bild zeigen jene Amoebocyten, die im Innern der Typhlosolis liegen. Fürs erste ist zu bemerken, daß diese Typhlosolisamoebocyten mit ihresgleichen verglichen ein viel einheitlicheres Gepräge zeigen, als die im freien Coelom. Es fehlen die Formen mit zahlreichen Kernen, meist begnügt sich jede Zelle mit einem oder zweien, niemals kommen zwei- oder mehrfache Zentralkörper vor. Die grobe Form ist wohl die gleiche wie die der im freien Coelom gelegenen Zellen, die Färbbarkeit und damit die darstellbaren Strukturen weichen ab

und lassen die Stellung der in der Typhlosolis gelegenen Zellen als eine besondere erscheinen. Es soll damit nicht strikte gesagt sein, daß es sich um eine ganz besondere Art von Zellen handle, doch hat diese Annahme einige wichtige Argumente für sich:

1. Solche Zellen sind ausschließlich auf die Typhlosolis beschränkt und kommen anderswo nicht vor.

2. In der Typhlosolis kommt nur diese einzige Sorte vor, während die vielfachen anderen Formen und Größen, die wir noch kennen lernen werden und von denen ein bloßer Blick auf die Abbildungen einen wenigstens ungefähren Begriff gibt, hier durchwegs fehlen.

3. Besitzen sie einen, höchstens zwei Kerne.

4. Das Zentralgebilde ist immer einfach.

5. Die Radien sind viel intensiver und schärfer färbbar als in anderen Zellen.

Nimmt man dazu, daß die Verhältnisse in der nahezu oder vollkommen gegen das übrige Coelom abgeschlossenen Typhlosolis wohl andere sein mögen als in den übrigen Abschnitten der Leibeshöhle, so mag man sich auch vorstellen können, daß den freien Zellen dieses Raumes mit anderer Funktion auch eine andere Struktur zukommt.

Trotz alledem halte ich eine nahe Verwandtschaft der Typhlosolisamoebocyten mit dem zuerst von mir geschilderten Typus für wahrscheinlich und bin geneigt, die färberischen Unterschiede wenigstens zum Teile auf eine modifizierte Reagentienwirkung zurückzuführen. Was nämlich bei genauer Betrachtung auffällt, ist, daß die Typhlosolisamoebocyten im Vergleich mit denen des Coeloms schlechter konserviert erscheinen; sie sehen mehr oder weniger geschrumpft aus und auch ihre starke Färbbarkeit erscheint verdächtig und erinnert an andere mir untergekommene Beispiele. Will man die Typhlosolisamoebocyten bei Eisenhämatoxylinfärbung entsprechend differenzieren, so muß man die Entfärbung der Schnitte so weit treiben, daß andere Gewebe, so auch die Coelomamoebocyten, schon zu weit entfärbt sind. Hat man letztere jedoch nach Wunsch differenziert, so sind die Amoebocyten der Typhlosolis noch in ein mehr oder weniger dunkles Schwarz getaucht, das feinere Strukturdetails verhüllt. Ich glaube, daß diese von mir angenommene schlechtere Erhaltung sich mit der tiefen Lage des Typhlosolishohlraumes im Zentrum des Körpers, vor allem mit der ungemein dicken Schichte von Chloragogen erklären läßt, die dem Eindringen der fixierenden Agentien Hinder-

nisse entgegensetzt und es bewirkt, daß dieselben in verdünnter oder sonstwie veränderter Form an die Zellen gelangen.

Ein zur Zufriedenheit differenzierter Amoebocyt aus der Typhlosolis bietet einen Anblick, wie er durch die Fig. 4, 5, 98, dargestellt wird.

Die Größe fast sämtlicher Bestandteile der Zelle (Leib, Kern, Zentralkörper) stimmt mit der am ersten Typus festgestellten genau überein. Die Pseudopodien erscheinen jedoch schlanker, weniger prall, etwas steif, vielleicht geschrumpft.

Das Plasma enthält gröbere, doch spärliche Granulationen. Die der Sphäre entsprechende Zone um den Zentralkörper ist von beträchtlicher Größe, sehr dunkel gefärbt, außen nicht glatt polygonal oder rund konturiert, sondern mit spitzen Zipfeln versehen, welche die aus dem Zentrum herauskommenden Strahlen begleiten, indem sie sich verjüngend zugespitzt aufhören (Fig. 4). Die Strahlen selbst sind intensiv gefärbt, dunkelgrau bis schwarz, lassen sich durch die Sphäre bis gegen oder an den Zentralkörper verfolgen, desgleichen peripher bis an den Außenrand des Zellkörpers und sogar in die schlanken Pseudopodien hinein, eine Erscheinung, die an vieles anknüpft, was sonst von amoeboiden Zellen berichtet wurde und hier besser zum Ausdruck kommt als an irgend welchen anderen mir bekannten Beispielen.

Differenziert man die Präparate stärker, so erhält man von der Sphäre Bilder, welche sich schon mehr an die vorher geschilderten (z. B. Fig. 12) anschließen: eine deutlich radiäre Struktur, welche die Beziehung zu den durchtretenden Radien kennzeichnet, dabei jedoch eine relativ größere Breite der Zone und eine etwas zackige unregelmäßige äußere Begrenzung. Wie alle Teile der Zelle, zeigt auch der Zentralkörper der Typhlosolisamoebocyten ein konstanteres Verhalten als in den Coelomamoebocyten, sowohl was Größe als was Struktur betrifft. Daß ich niemals Vervielfachungs- oder Knospungserscheinungen hier beobachtet habe, während dies im Coelom zu den häufigsten Erscheinungen gehört, sei nochmals betont. Das Gerüst des Zentralkörpers zeigt relativ häufig die aus fünf zusammenstoßenden Balken gebildeten Maschen (Fig. 5, dieselbe Zelle photographiert und bei ganz starker Vergrößerung dargestellt in Fig. 98). Auch Fig. 84, die einen dem Chloragogen aufsitzenden Typhlosolisamoebocyten zeigt, läßt die meisten geschilderten Details gut erkennen. Von den Kernen will ich nur erwähnen, daß sie häufig Zeichen von nicht ganz tadelloser Erhaltung aufweisen (sehr unregelmäßiger knitteriger Kontur), Retraktion vom Plasma,

intensive Schwarzfärbung, die der Extraktion lange widersteht. Die sogenannten Pseudochromosomen kommen in den Typhlosolisamoebocyten auch nicht in den geringsten Spuren vor.

Diese Zellen sitzen entweder auf der den Innenraum der Typhlosolis auskleidenden Chloragogenschichte (Fig. 84) oder flottieren frei in dem offenbar dünnflüssigen Inhalt der Darmfalte. Jedenfalls deutet der ausschließlich an dieser Stelle erfolgende Befund dieser Zellen und der Mangel jeglicher anderer Zellformen darauf hin, daß die Typhlosolishöhle, obwohl offenbar ein Coelomderivat, gegen das freie Coelom wenigstens in der Art geschlossen ist, daß ein Austausch von freien Zellen unmöglich wird.

Ein zweiter Typus von Zellen, dessen ganz scharfe Trennung von dem ersten ich jedoch nicht verantworten will, ist durch die Fig. 7, 13, 14, 15, 16, 17, 20, 78, 80, 92, 93, 94 vertreten. Meist sind diese Zellen kleiner als die ersteren (Zelleibdurchmesser ca. 15—20 μ), weniger formbeständig und daher häufiger von der kugeligen Grundgestalt abweichend und leicht geneigt, lange, schlanke Pseudopodien auszusenden. Doch möchte ich auf Größe und äußere Form weniger Gewicht legen als auf den histologischen Charakter, wenn man auch diesen mit dem des ersten Typus graduell in Beziehung bringen kann. Im allgemeinen sind die Kerne hier kleiner und häufiger von runder und elliptischer als von nierenförmiger Gestalt, infolge der meist geringeren Zellgröße stehen sie gewöhnlich näher am Zentrum und stoßen sogar auch an die Sphäre an. Der Zentralkörper ist gleichfalls in diesen Zellen kleiner (nur etwa 1—1·5 μ), doch sonst von gleicher Form und Struktur wie im ersten Typus. Die Sphäre oder besser gesagt die zentrale Zone derselben, zeigt ein etwas schwankendes Verhalten. Oft ist sie von derselben Beschaffenheit wie oben geschildert, stellt jedoch nur einen sehr schmalen Saum um den Zentralkörper dar (Fig. 7, 15, 17). Dazu kommt häufig eine zweite äußere Zone (man könnte nach gegebenem Beispiele von einer Rinden- und einer Markzone der Sphäre sprechen), die aus weniger intensiv färbbarem, anscheinend auch lockererem Plasma besteht und auch die radiäre Struktur nicht so deutlich zeigt (Fig. 7, 13, 16). Die Abgrenzung dieser äußeren Schicht gegen das eigentliche Plasma wird nun in einer Weise bezeichnet, die ich als besonderes Spezifikum des jetzt in Diskussion stehenden Zelltypus hinstellen möchte. Es sind intensiv färbbare Fäden, von gleichbleibender Dicke, die im Plasma in sehr verschiedener Menge und Anordnung vorkommen können, das Gebiet der Sphäre aber stets

genauest meiden und sich höchstens tangential der Sphärenoberfläche anlegen. Fig. 7 zeigt ein einfacheres Verhalten. Die Fäden begleiten tangential die Oberfläche der vorhin erwähnten Sphärenrinde und sind je nach Lage im Längs- oder Querschnitte zu sehen. Von Fig. 7 zu Fig. 10 und 76 scheint nur ein kleiner Schritt zu sein, doch spricht das Auftreten von bloß punkt- oder strichelförmigen Gebilden an der Sphärenoberfläche dieser beiden letzteren Zellen dafür, daß man es hier mit körnchenartigen Gebilden zu tun hat. Geht man auf Fig. 1 und 2 (erster Typus) zurück, so scheint es nicht unmöglich, daß die an der Sphärenoberfläche liegenden, ein wenig stärker färbbaren Körnchen etwas mit den geschilderten Elementen zu tun haben, mit einem Worte, wir können den Gedanken nicht von der Hand weisen, es seien die Körnchen und die Fäden an der Sphärenoberfläche verschiedener Zellindividuen identisch. Dabei soll es hier vorläufig unerörtert bleiben, ob die Fäden aus den Körnchen entstehen oder ob der Weg ein umgekehrter ist.

Nach den mir vorliegenden Beobachtungen ist es ganz ausgeschlossen, über die Zahl dieser Fäden irgend welche allgemeingültige Angaben zu machen. Sie scheint ungemein stark zu schwanken. Man vergleiche etwa die Fig. 7 mit der Fig. 20, welch letztere einen ganz außerordentlichen Reichtum an diesen Gebilden aufweist. Diese Zelle ist zweikernig, die Kerne stoßen direkt an einen annähernd runden, fadenfreien Bezirk, die Sphäre, in deren Zentrum man den Zentralkörper erkennt, obwohl er gerade hier infolge der ziemlich weit getriebenen Differenzierung sehr blaß erscheint. Die Fäden verlaufen tangential zur Sphärenoberfläche, um sich weiter außen unregelmäßig gewunden radiär in das Plasma, beziehungsweise in die pseudopodialen Fortsätze desselben zu erstrecken. Neben dieser, einer gewissen Gesetzmäßigkeit nicht entbehrenden Anordnung, die man auch in den Fig. 13 und 15 angedeutet findet, gibt es Zellen, in welchen die Fäden ziemlich regellos durch das Plasma verstreut erscheinen (Fig. 16, 17, 80, 92, 94). Dicht an der Peripherie der Sphäre, vor allem dann, wenn ins eigentliche Plasma wenig oder keine Fäden hineinragen, gewinnt man den Eindruck einer körbchenartigen Umfassung der Sphäre. Doch muß ausdrücklich betont werden, daß Maschenbildungen ebensowenig vorkommen, als überhaupt Verzweigungen der Fäden. Sie verlaufen immer glatt, ohne Verdickungen oder Spaltungen und die Windungen und Überkreuzungen bilden die einzigen Komplikationen, die gelegentlich zu Täuschungen in der angedeuteten Richtung

Anlaß geben könnten. Es wäre übrigens möglich, ohne daß ich mich jedoch strikte davon überzeugen konnte, daß Ringbildungen der Fäden vorkommen.

Da die Fäden oft schleifen- oder bogenförmig verlaufen, unter anderem auch in den Pseudopodien, erhalten die letzteren ein eigentümliches Gepräge; man hat den Eindruck, als ob das Plasma des Pseudopodiums zwischen den beiden Schenkeln einer solchen Schleife blattartig ausgespannt wäre und wird hierdurch an die *„pseudopodii petaloidi“*, welche Rosa in seinen Fig. 13, 14 und 15 abbildet, erinnert. Ich habe für diese Fadenbildungen schon oben den Ausdruck Heidenhains: „Pseudochromosomen“ eingeführt.

Wenn ich an den Sphären dieses Zelltypus einen Aufbau aus zwei Schichten konstatiert habe, so betrifft das zwar eine große Anzahl, doch nicht alle beobachteten Fälle. Wie in den Zellen des ersten Typus kommt es auch hier vor, daß die schmale, dichte, wie aus radiären Stäbchen zusammengesetzte Zone unmittelbar um den Zentralkörper unausgeprägt bleibt (vielleicht ist hieran die Färbung resp. die Extraktion schuld). Dann haben wir eine einheitliche, meist ziemlich große Sphäre vor uns, die in ihrer ganzen Dicke radiär gestreift erscheinen kann (Fig. 14 und 20). Nimmt man hinzu, daß in Fig. 15 die „Markschicht“ sehr dünn, in Fig. 13 sehr blaß gefärbt ist, so liegt es nahe, an ein gelegentliches Unbemerktbleiben oder gänzliche Entfärbung zu denken. Oft kann diese „Gesamtsphäre“ beträchtlich groß sein (Fig. 13, 15, vor allem Fig. 78). Die schwankende Ausbildung und das häufige Fehlen der Markschicht erfährt vielleicht eine weitere wichtige Illustration in jenen Bildern, wo eine Unterbrechung derselben (Textfig. 4) eine Ausbildung nach nur ein paar radiären Richtungen hin (Fig. 78), eine Abhebung von den Zentralkörpern, die vielleicht von einer Zerstörung gefolgt ist (Fig. 40), endlich eine ungleiche Sphärenausbildung an mehreren Zentralkörpern einer und derselben Zelle (Fig. 80) beobachtet wird, Erscheinungen, die noch im Zusammenhange untereinander und mit anderen gewürdigt werden müssen.

Sehr bemerkenswert erscheint mir das Verhalten der Pseudochromosomen während der Karyokinese. Ich habe karyokinetische Teilungen in den Amoebocyten zwar nicht allzu häufig gesehen und muß weiter betonen, daß die Zellen, in welchen ich Teilungsfiguren fand, einem etwas differenten Typus angehörten, doch zeichneten sich dieselben auch in der Regel durch den Besitz der gleichen Fäden aus. Ich will diesen Zelltypus (III) zunächst schildern. Solche Zellen im Ruhezustand stellen die Fig. 10 und 11

dar. Sie gehören zu den kleinsten Zellen des Lumbricuscoeloms (Durchmesser 10—15 μ), sind glattrandig und rund, von Pseudopodien ist nichts oder nur wenig zu sehen. Ein Kern befindet sich in peripherer Lage. Ein Zentralkörper von geringerer Größe als in den erst geschilderten Zelltypen (1 μ oder wenig darüber), in der Mitte, eine Sphäre ist nicht immer deutlich, wenigstens soweit es auf besondere Plasmabeschaffenheit ankommt, ausgeprägt, doch erscheint ein Plasmabezirk um den Zentralkörper durch die Pseudochromosomen oder die ihnen wohl homologen Körnchen oder kurzen Stäbchen abgegrenzt (Fig. 10). Der Reichtum auch dieser Zellen an den Fäden resp. Körnchen ist ein sehr verschiedener, neben solchen, in denen man die betreffenden Gebilde kaum nachweisen kann, finden sich auch solche, die eine ansehnliche Ausbildung der Fäden aufweisen, wenn auch nie in jenem außerordentlichen Maße, wie dies oben geschildert wurde und wovon die Fig. 20 einen Begriff gibt. Die vorliegenden Zellen, die, wie ich nochmals betonen will, relativ häufig Karyokinesen aufweisen, zeigen während dieses Vorganges einige charakteristische Erscheinungen. Ich habe in den Fig. 57—71 eine Anzahl Stadien der Karyokinese dargestellt. Auffallend und überaus regelmäßig ist der Befund einer Vakuole im Plasma, die äußerst selten vermißt wird, und die sich sogar in der ruhenden Zelle (Fig. 10) die Körnchenzone unterbrechend, vorfand. Da ich diese Vakuole nur auf Schnitten sah und sie vollkommen leer fand, bin ich nicht imstande, über ihren mutmaßlichen Inhalt, den sie im Leben besessen haben mag, etwas auszusagen. Doch konnte ich sie als einen fast regelmäßigen Befund nicht mit Stillschweigen übergehen.

Wie in der vorher beschriebenen Zellform ist auch in den kleinen Zellen, von denen hier die Rede ist, die Anzahl der Pseudochromosomen eine sehr wechselnde, so daß man sie das eine Mal in großen Massen, das andere Mal (aber seltener) gar nicht finden kann. Viel kommt hier übrigens auch auf die Färbung an, denn ich sah häufig Zellen, in denen die Pseudochromosomen sehr blaß waren (Fig. 60 und 61, 62). In Fig. 63 und 64 sieht man einen zarten grauen Kranz um die karyokinetische Figur, der wohl auch auf die Pseudochromosomen zu beziehen sein dürfte. Fig. 59 (noch nicht ganz fertiger Mutterstern) zeigt keine Spur davon. Mit dem Stadium der Teilung hängt die Menge der fädigen Bildungen sicher nicht zusammen, denn die Zellen der Fig. 57 und 58, die sich im Knäuelstadium befanden, zeigten erhebliche Mengen derselben, während z. B. die Muttersternzustände ein überaus schwankendes

Verhalten aufweisen. Der Umstand, daß die Begrenzung der Sphäre im Ruhezustand einmal durch intensiver färbbare Körnchen (Fig. 10), einmal durch Fäden erfolgen kann (Fig. 7 und andere), ferner der Umstand, daß in gewissen Zellen zahlreiche Pseudochromosomen körnigen Aufbau zeigen (Textfiguren 21, 22, 23), und daß man oft zwischen Körnchenreihen und Fäden nicht unterscheiden kann, macht es wahrscheinlich, daß nicht nur beiderlei Strukturgebilde identisch sind, sondern daß im Hinblick auf so vieles Übereinstimmende diese Identität im Sinne der Mitochondrienlehre (Benda, Meves) aufzufassen ist. Ich habe spezifische Mitochondrienfärbungen nicht angestellt und kann daher nicht sagen, inwieweit die vielfachen Granula, die in dem Zelleib der vielen von mir abgebildeten Zellen sich finden und von denen manche recht auffallend sind, den Mitochondrien zuzuzählen wären. Aus dem jedoch, was ich ohnedies an Beobachtungen beibringen kann, glaube ich getrost die Diagnose auf Mitochondrien resp. Chondromiten stellen zu dürfen. Eine auffallende Übereinstimmung mit Bildungen dieser Art zeigen die Chondromiten der Regenwurmamoebocyten während der Vorgänge der Karyokinese. Man vergleiche die Abbildungen, die z. B. Meves von der Entwicklung der haarförmigen Spermien von Paladina gegeben hat, mit der von mir abgebildeten Reihe von Teilungsstadien. Anfangs Anordnung im Plasma mit Vermeidung des Sphärengebietes (Fig. 57), dann regellose Anhäufung rings um die karyokinetische Figur (Fig. 62, 65, 66). Im Stadium der Tochtersterne (Fig. 67) macht sich bereits die Parallelstellung der Fäden zur Spindelachse geltend und in den Endstadien der Teilung (Fig. 69, 70, 71) liegen die Fäden den Verbindungsfasern der Spindel dicht an, wobei man häufig den Eindruck hat, daß sie entweder mit dem hier anscheinend stark ausgebildeten Flemmingschen Zwischenkörperchen verklebt sind (Fig. 70 und 71) oder ein derartiges Gebilde vortäuschen. Bei den ungemein schwankenden Mengenverhältnissen der Pseudochromosomen konnte ich über ihren Verteilungsmodus bei der Karyokinese nichts Definitives ermitteln. Ringbildungen derselben, wie sie von Meves und anderen geschildert werden, konnte ich nur ausnahmsweise und da nicht sehr verläßlich und zudem nur in ruhenden Zellen (Fig. 20 im rechten unteren Quadranten?) erkennen.

Das Verhalten der Zentralkörper während dieser karyokinetischen Vorgänge ist folgendes: In Fig. 57 sehen wir den Zentralkörper dreilappig, was vielleicht (bei nicht ganz günstiger Schnittführung) einer zweimaligen Zweiteilung entspricht. In Fig. 59

sind an der Spitze der bereits wohl ausgebildeten Spindel Kugeln von immerhin beträchtlicher Größe (wahrscheinlich in Einzahl, vielleicht aber auch in Zweizahl, doch durch Deckung unkenntlich) zu unterscheiden, die an Größe den ruhenden Zentralkörpern (Fig. 10 und 11) nur wenig nachstehen. Fig. 61, welche den einen Spindelpol des Muttersternes in Fig. 60 darstellt, zeigt zwei deutlich gegeneinander abgeplattete Körperchen von abermals geringerer Größe und dasselbe kann man an den meisten übrigen Stadien (Fig. 62, 63, 64, 66, 67, 69, 70) erkennen. Man erhält hier unbedingt den Eindruck, daß mit der karyokinetischen Teilung eine Verkleinerung und Verdichtung (letztere erschlossen aus der intensiveren Färbbarkeit) der Zentralgebilde stattfindet. Jedenfalls möchte ich schon hier, meinen späteren Ausführungen vorgreifend, der Meinung Ausdruck geben, daß die kleinen Doppelkörnchen an den Spindelpolen dieselben Gebilde sind wie die großen Zentralkörper, die wir in den ruhenden Zellen finden.

Da ich nur in den hier beschriebenen kleinen Zellen Karyokinesen fand und dieselben unter ihnen relativ häufig sind (während sie freilich in der Gesamtzahl der freien Coelomzellen eine verschwindende Minorität ausmachen), neige ich mit Cuénot, der ähnliches für Allolobophora beschrieben hat, der Ansicht zu, daß wir es hier mit den Jugendstadien der Amoebocyten zu tun haben, die allein der karyokinetischen Vermehrung fähig sind. Vergegenwärtigen wir uns noch einmal das, was ich über die von mir beobachteten Zelltypen bisher gesagt habe, so stellt sich folgende Reihe heraus:

I. Typus. Beispiel Fig. 1, 2, 3, 6, vielleicht auch die Typhlosolisamoebocyten (Fig. 4, 5) ein- bis mehrkernig. Größe 20—25 μ, große Zentralkörper, keine oder wenige Pseudochromosomen.

II. Typus. Beispiel Fig. 7, 13, 14, 15, meist einkernig, Größe 15—20 μ, kleinere Zentralkörper, reichliche Pseudochromosomen.

III. Typus. Beispiel Fig. 10, 11, 57—71, einkernig, Größe 10—15 μ, noch kleinere Zentralkörper, reichliche Pseudochromosomen.

Nach dieser Zusammenstellung wäre man versucht, sich folgendes Bild vom Entwicklungsgang der Amoebocyten zu entwerfen. Der III. Typus repräsentiert das Jugendstadium. In diesen Zellen mögen die Mitochondria fein verteilt sein und sich erst all-

mählich um die Sphäre ansammeln (Fig. 10), um als Fäden in Erscheinung zu treten (vor allem bei der Karyokinese). Möglicherweise stellen die gelegentlich gefundenen Zellen, von denen ich eine in Fig. 9 dargestellt habe, ein noch früheres Jugendstadium, das von irgend einem unbekannten Quellgebiet stammt, dar. Diese vielleicht ganz jugendlichen Zellen sind noch kleiner als Typus III (10 μ im Durchmesser), sind meist erfüllt von größeren Tröpfchen (die keinerlei Ähnlichkeit mit Chloragogenkörnchen haben) und besitzen einen exzentrisch gelagerten rundlichen Kern, woraus man auf das Vorhandensein eines Zentralgebildes schließen kann, dessen Nachweis jedoch nicht gelang. Nachdem die jugendlichen Zellen des Typus III ihre karyokinetische Teilungsperiode beendet haben, würden sie heranwachsen und sich unter Größenzunahme sämtlicher Bestandteile und unter Beibehaltung der Pseudochromosomen in die Zellen des Typus II verwandeln. Häufig kann man nun weiter bemerken, daß der Reichtum der größeren Zellen dieser Art an Pseudochromosomen geringer ist (Fig. 13, 15), und so ergibt sich ein Übergang zum Typus I, der das vorläufige Ende des Entwicklungsprozesses darstellen würde. Fig. 7 würde in diesem Sinne eine der Vollendung nahestehende Zelle sein: spärliche Reste der Pseudochromosomen dicht um die Sphäre, im übrigen Plasma nichts mehr davon wahrzunehmen. Die Körnchen, welche die Sphäre begrenzen, wären die letzten noch erkennbaren Reste der Pseudochromosomen resp. Mitochondrien. Unaufgeklärt bleibt die Vermehrung der Kerne, für die ich eher Amitose als Mitose anzunehmen geneigt bin. Das Vorhandensein resp. die Nachweisbarkeit der Mitochondrien in den jugendlichen Zuständen würde eine Parallele in derselben Erscheinung bei Geschlechtszellen finden. Eine besonders differenzierte Unterart des Typus I würden die von mir vorläufig Typhlosolis-Amoebocyten genannten Elemente darstellen, die durch ihre Abschließung in der Darmfalte an ihrer weiteren Entwicklung irgendwie gehemmt, auf dem mononukleären und monozentrischen Zustand verharren.

Es wird nun weiter eine nicht uninteressante Aufgabe sein, diejenigen Zellformen zu beschreiben, von denen bisher nicht oder nur andeutungsweise die Rede war, und die ich im großen und ganzen als Weiterbildung der Zellen des Typus I ansehen möchte.

Eine Zellform wäre freilich dabei noch auszunehmen, die relativ häufig vorkommt und durch ihre Gestalt schon auffallen muß. Dieser Typus ist durch die Zeichnungen Fig. 18 und 19 und das Photogramm Fig. 95 vertreten. Ich kann mich in der Beschreibung kurz fassen. In der Größe, wenn man von den auffallend entwickelten

Pseudopodien absieht, entsprechen diese Zellen dem Typus III. Auch die Plasmastruktur ist die gleiche. Die Zentralkörper sind ebenso groß oder sogar noch kleiner ($^1/_2$ bis höchstens 1 μ) als im Typus III. Eine dünne Schichte homogenen, granulafreien Plasmas, durchsetzt von feinen Strahlen, darf man als Sphäre resp. deren Markzone bezeichnen. Der Kern ist in Einzahl vorhanden, liegt peripher und hat die charakteristische Nierenform. Die Pseudopodien sind lang, dünn, gelegentlich dichotomisch gespalten und verleihen der Zelle eine spinnenartige Gestalt, ähnlich einer Gliazelle. Pseudochromosomen sind, wenn vorhanden, nur spärlich. Ich kann über diese Zellen nur Vermutungen äußern. Ihre Größe und Struktur weist auf einen Zusammenhang mit dem Typus III hin. Ob sie aber als ein regelmäßiges Durchgangsstadium zu betrachten sind, oder als eine besonders differenzierte Form, muß offen gelassen werden. Doch wird von diesen Zellen in einem anderen Zusammenhang noch einmal (S. 30) die Rede sein müssen, wobei die Möglichkeit einer anderen genetischen Deutung sich ergeben wird.

Ich will nun die Schilderung jener Verhältnisse anschließen, die ich schon im Vorhergehenden durch die Tatsache der Vermehrung der Kerne und der Zentralgebilde gekennzeichnet habe und die ich wegen des dabei unter anderem vorkommenden, jedoch durchaus nicht ausschließlichen Auftretens von exquisit großen Zellelementen als Riesenzellenbildung bezeichnen möchte. Ich wähle diesen Ausdruck freilich weniger mit Rücksicht auf die Größe der Objekte, als im Hinblick auf ihren inneren Bau, der dem der Riesenzellen der Wirbeltiere, wie wir ihn namentlich durch M. Heidenhain kennen gelernt haben, vielfach Analogien bietet.

Wenn ich oben bezüglich der Riesenzellbildung die Anspielung gemacht habe, daß wir hierin eine Weiterdifferenzierung der Zellen des Typus I zu erblicken haben, so muß ich diesbezüglich gleich eine Einschränkung vornehmen. Vermehrung der Kerne und Zentralgebilde beobachtet man gelegentlich auch schon in Zellen, die kraft ihrer histologischen Beschaffenheit dem Typus II noch nahe stehen, doch sind diese Vorkommnisse recht selten. Die Fig. 76 und 80 gehören in diese Kategorie.

Daß ich über die Vermehrung der Kerne bedauerlicherweise nichts in Erfahrung bringen konnte, habe ich betont, sowie daß mir die Annahme einer direkten Kernfragmentierung aus den Bildern noch am ehesten hervorzugehen scheint. Besonders möchte ich hier auf die etwas stärkere Lappung gewisser Kerne in Textfigur 24 und 25 verweisen.

Ziemlich häufig findet man Zellen, in welchen der Zentralkörper einen Zwei- oder Mehrteilungsprozeß aufweist. Ich möchte den Prozeß am liebsten mit einer Knospung vergleichen, schon mit Rücksicht darauf, daß es meist ungleich große Teilstücke sind, die zur Ausbildung gelangen. Daß die Vermehrung der Zentralkörper und jene der Kerne in keiner Beziehung zueinander stehen (und dies ist wohl das gewichtigste Argument zugunsten der Amitose), geht daraus hervor, daß wir zahlreiche Zellen finden, die zwar multiple Kerne, aber nur einen einfachen Zentralkörper enthalten (Fig. 3). Freilich ist zur verläßlichen Feststellung einer solchen Tatsache das Durchsehen ganzer Schnittserien durch eine und dieselbe Zelle erforderlich, was zu vielen Malen von meiner Seite geschehen ist. Das Umgekehrte, nämlich Vermehrung der Zentralkörper bei einfach bleibendem Kern, scheint nur sehr selten zu sein (Fig. 76 und 80).

Was zunächst die Größe der beim Prozeß der Kern- und Zentrenvermehrung resultierenden Zellen anlangt, so zeigen meine Abbildungen, daß in den einzelnen Fällen, die den Typus II betrafen (Fig. 76 und 80) die Normalgröße kaum überschritten wurde. Auch in den in Bezug auf die Vermehrung der inneren Bestandteile mäßigen Fällen aus dem Typus I war eine gleichfalls nur mäßige, man kann wohl sagen im allgemeinen der morphologischen Veränderung proportionale Vergrößerung zu konstatieren. (Fig. 72 und 73, Durchmesser zirka 25 μ, Fig. 77, ebenso Fig. 75.) Die extremen Fälle, von denen ich einige in den Textabbildungen bei gleicher Vergrößerung wie in den Tafeln (zirka 1400) mitteile, zeigen bedeutend größere Maße.

Die Textfiguren sind in Gruppen zusammengestellt, die teils vollständige Serien durch je eine Zelle, teils jedoch (wie z. B. die Gruppe Fig. 21, 22, 23) nur ein paar charakteristische aufeinanderfolgende Schnitte einer Zelle vergegenwärtigen. So zeigt der größte Durchmesser der Zelle von Gruppe I (Fig. 5) den Betrag von zirka 32 μ, der von Gruppe II (Fig. 12) 35 μ, von Gruppe III (Fig. 18) 40 μ, von Gruppe IV (Fig. 21) 36 μ, von Gruppe V (Fig. 27) 45 μ. Je größer die Zellen werden, desto unbedeutender wird im Verhältnis zur Zellgröße die der Pseudopodien, jedoch werden letztere oft ungemein zahlreich und umgeben dichtgedrängt den massigen Körper (z. B. in Textfigur 21—23). In diesen Figuren habe ich auch ein auffallendes Strukturverhältnis zum Ausdruck gebracht, das an früher Besprochenes anschließt. In den Pseudopodien erscheinen mit Eisenhaematoxylin

schwärzbare Fäden und Körnerreihen, die stark an das Verhalten der Pseudochromosomen in kleineren Zelltypen erinnern. Auch die noch relativ kleine Zelle in Fig. 78 zeigt ähnliches Verhalten. Es liegt nahe, hier an ein Wiedererscheinungtreten der Chondromiten zu denken, zumal man ja immer, auch unter den größeren Zelltypen, Exemplare findet, welche noch — oder schon wieder? — die Fadenkörner aufweisen (Fig. 74). Als ein ganz außergewöhnliches Beispiel hierfür muß die Fig. 20 (das Photogramm Fig. 87 betrifft dieselbe Zelle) gelten, das auch die radiale Längserstreckung der Pseudochromosomen in die Pseudopodien zeigt. Betrachtet man danach Fig. 78, so gewinnt man den Eindruck, daß der pseudochromosomenfreie Teil der Zelle (Sphäre) hier außerordentlich groß geworden und noch durch tangential verlaufende Fäden markiert ist. In die Pseudopodien ragen gleichfalls radiäre Fäden und Körnchenreihen. Nimmt man noch hinzu, daß in den ganz großen Zellen, wie es die den Textfiguren zugrunde liegenden sind, durch die Vermehrung der Zentralgebilde und ihre Zerstreuung im Raume das von den Zentren beherrschte Gebiet bedeutend erweitert wird, so begreift man die ausschließliche Beschränkung der Pseudochromosomen in diesen Zellen auf die äußerste Peripherie resp. die Pseudopodien. Überdies gibt es auch Riesenzellen, für welche diese ganze Betrachtung überflüssig ist, da sie keine Pseudochromosomen enthalten (Textfigurengruppe V und Photogramm Fig. 88). Aus allem dem erkennen wir die große Variabilität der gesamten hier vorkommenden Strukturerscheinungen.

Ein Überblick über die bezüglichen Abbildungen zeigt schon die große Veränderlichkeit der Kernzahl. Trotzdem wir die Unabhängigkeit der Zentren- und der Kernvermehrung voneinander feststellen konnten, lehrt doch schon eine oberflächliche Statistik, daß große Kernzahlen auch mit großen Zentrenzahlen gleichzeitig vorkommen. Ich habe weiter unten bei der detaillierteren Beschreibung der einzelnen von mir zur Abbildung gewählten Zellen diese Zahlenverhältnisse mitgeteilt, soweit die Vollständigkeit der Zellschnittserien und die oft sehr dichte Lagerung der Kerne eine verläßliche Ermittelung zuließen. Über gewisse Inhaltskörper der Zellen konnte ich dabei keine volle Klarheit erlangen. Vor allem waren es gelegentlich große, intensiv gefärbte Körper, die ich kaum als Kerne ansprechen möchte, und die vielleicht Fremdkörper oder Degenerationsprodukte sind und die ich selbstverständlich von der Zählung ausschloß (Fig. 77). Häufig war es auch nicht möglich, in Zellen mit zahlreichen dichtgedrängten Kernen mit voller Sicher-

heit zu entscheiden, ob ein Kerndurchschnitt, der in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten an gleicher Stelle erschien, ein und demselben oder zwei verschiedenen Kernen angehörte, oder ob gar zwei Kerne in der auf die Schnittebene senkrechten Richtung durch dünne Verbindungsbrücken zusammenhängen, also ein gelappter Kern vorliege. Doch läßt sich das letztere Vorkommnis schon aus dem Grunde im allgemeinen ausschließen, weil seitliche Ansichten einer derartigen Kernlappung nur selten zur Beobachtung kamen. Ähnliche Schwierigkeiten gab es natürlich auch betreffs der Zentralkörper.

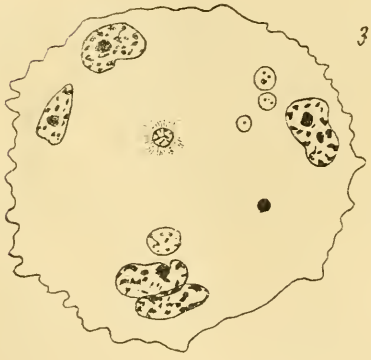
Die Erscheinungen, die ich als Vermehrung der Zentralgebilde resp. als Knospungsteilung derselben auffasse, lassen sich leicht durch eine Anzahl meiner Figuren erläutern. Schon in normal großen Amoebocyten des Typus I lassen sich die betreffenden Bilder feststellen (Fig. 72, 74, 78, 79, 86). Man sieht in diesen häufig vorkommenden Fällen eine mehr oder weniger tiefe, scharfe Einschnürung, die den Zentralkörper gewöhnlich in zwei ungleiche Teile zerlegt. In Figur 72 (damit identisch das Photogramm Fig. 86) hat der Zentralkörper etwa die Form eines Achters, ein Teil ist jedoch deutlich größer und nicht ganz kugelrund, wie dies vor allem das objektiv verläßlichere Photogramm mit aller wünschenswerten Klarheit zeigt. (Der Lithograph hat die mehr eckige Form des einen Stückes nicht zum Ausdrucke gebracht.) Rings um den Doppelkörper ist die innere Sphärenzone in genau der gleichen Weise ausgebildet wie an den einfachen Zentralkörpern, vor allem möchte ich Gewicht legen auf die Feststellung des dichten Anschlusses der Sphäre an die Zentralkörperoberfläche, sowie auf die radiäre Struktur derselben. Die Lage des ganzen Gebildes ist streng zentral, überhaupt der Gesamthabitus der Zelle von dem Normaltypus I kaum abweichend. Im Wesen identisch sind die anderen gleichzeitig erwähnten Zellen, nur machen sich oft noch deutlichere Größen- und Formunterschiede der Zentralkörperteile sowie Differenzen bezüglich der Tiefe der einschnürenden Furche geltend (Fig. 74, 78, 79). Oft dürfte es schwer sein zu entscheiden, ob noch ein Zusammenhang besteht, oder ob sich die Teile vollkommen getrennt haben. Das letztere scheint mir für Fig. 78 sehr wahrscheinlich und wird grundsätzlich schon mit Hinblick auf das vollkommen getrennte Vorkommen zweier oder mehrerer Zentralkörper in einer Sphäre anzunehmen sein (Fig. 33, 40, 77). Manchmal sitzt der eine Teil ungefähr brotlaibförmig dem anderen, kugelig gestalteten auf (Fig. 26), und so lassen sich noch viele andere Form- und Größenvariationen ermitteln.

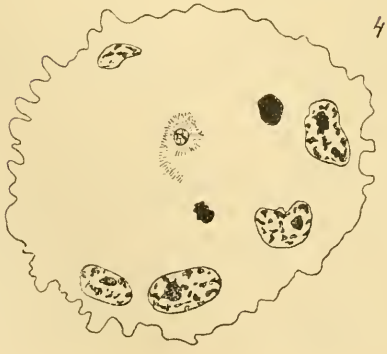
Auch gleichzeitige Dreiteilung gehört zu den wenn auch nicht sehr häufigen Befunden an den Zentralkörpern, wie das dreilappige Gebilde in Fig. 85 und die stark vergrößerte Fig. 31 beweisen sollen. Fig. 33 entspricht sicher schon einem Zustande mit drei vollkommen getrennten Körpern.

Was die feineren Vorgänge bei der Teilung der Zentralkörper, soweit es auf diese selbst ankommt, anlangt, so läßt sich darüber kaum mehr sagen, als in den stark vergrößerten Fig. 25, 26, 27, 31, 33 zum Ausdruck gekommen ist. Es treten keinerlei morphologische Veränderungen oder Verlagerungen an dem Gerüstwerk oder an der Membran auf. Es scheint eben einfach unter Vergrößerung des Körperchens eine Vermehrung des Gerüstwerkes einzutreten und dieses dann mit dem ganzen Körperchen durchgeschnürt zu werden.

Als einen weiteren Schritt in dem hier zu schildernden Prozeß haben wir wohl jene Vorkommnisse anzusprechen, wo in einer noch immer einheitlichen, zentral gelegenen Sphäre eine Zwei- oder Mehrzahl von Zentralkörpern gefunden wird. Solche Fälle illustrieren Fig. 33, 76, 77 und vielleicht auch 78.

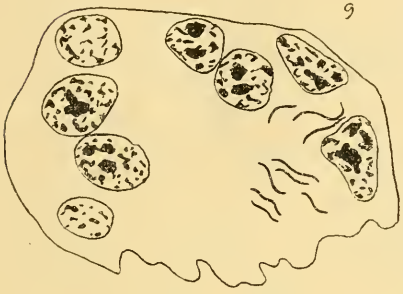
Darauf dürften Stadien folgen, die ich hauptsächlich durch sehr charakteristische Veränderungen der Sphärensubstanz hervorgehoben wissen möchte. Wie die Textfigurengruppe I, ferner die Figur 40 zeigen, hebt sich die Sphärensubstanz (Markschichte) von den Zentralkörpern ab, nimmt eventuell einen mehr diskontinuierlichen Charakter an (Fig. 40) oder öffnet sich gleichsam an einer Stelle (Textfigur 4). Auch kann wie in Fig. 78 bei Erhaltung der engen Nachbarschaft von Zentralkörpern und Sphärenplasma eine eigentümliche Auflockerung der Sphäre eintreten, die sich in dem Übrigbleiben von bloß einzelnen radial ausstrahlenden Sphärenplasmastreifen äußert. Alle diese Erscheinungen deuten auf eine Auflösung der Sphärenzone hin, ein Eindruck, der noch verstärkt wird, wenn man (Fig. 39) den flachen Anschnitt der abgehobenen Sphärenhohlkugel sieht, der aus einzelnen diskontinuierlichen Schollen zusammengesetzt erscheint. Ich stelle mir nun vor, daß diese Zerstörung der Sphäre ein Vorgang ist, der jedesmal, vielleicht periodisch sich wiederholend, eintritt, wenn eine Vermehrung der Zentralkörper im Innern stattgefunden hat und daß die letzteren dadurch gewissermaßen in Freiheit gesetzt werden. So wäre eine Verbindung hergestellt mit jenen Bildern, die uns zum ersten Male das Vorhandensein von mehreren getrennten und auch nicht einmal mehr in einer gemeinsamen Sphäre zusammengefaßten Zentralkörpern

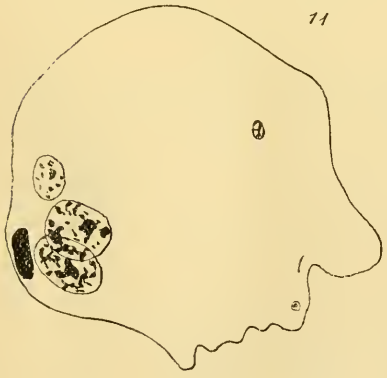




Gruppe I.

Jede der fünf Textfigurengruppen stellt eine vollständige Schnittserie oder wenigstens eine Anzahl charakterischer aufeinanderfolgender Schnitte durch je eine „Riesenzelle“ der Regenwurmleibeshöhle dar. Es sind nur die Zellkontouren, die Kerne und Zentralkörper, sowie einige wichtigere Strukturen (Sphären, Pseudochromo-



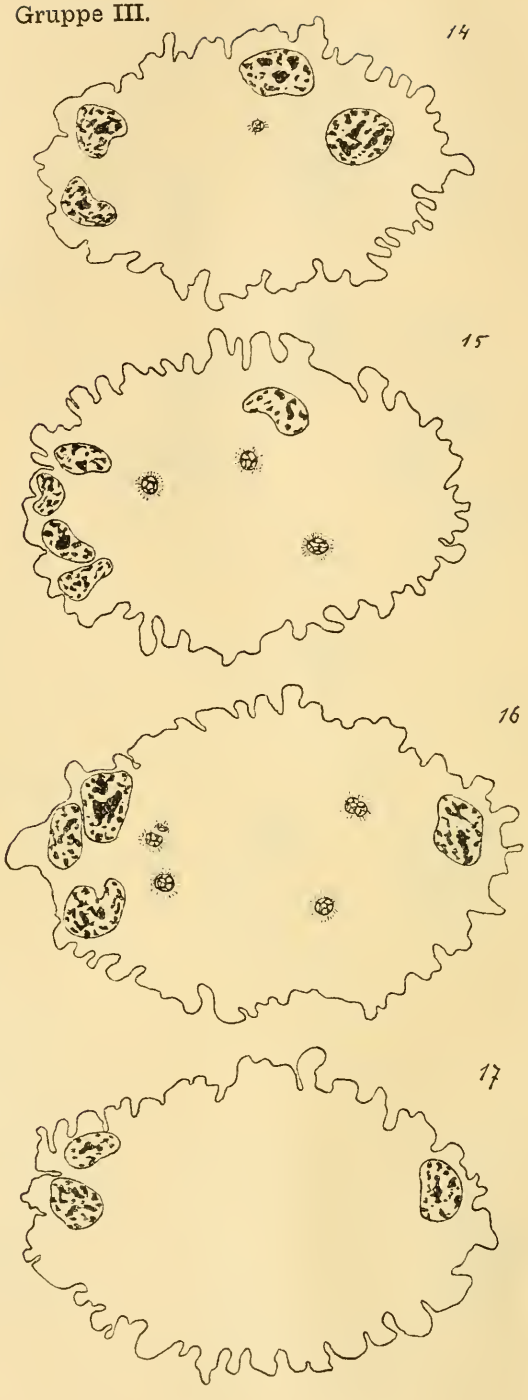


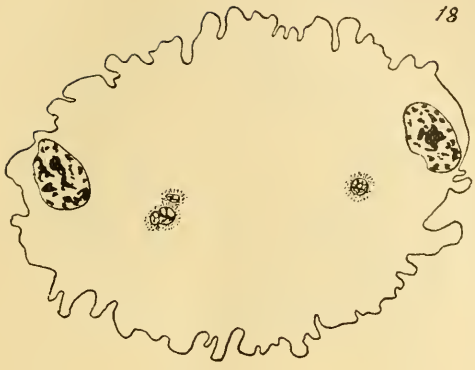
Gruppe II.

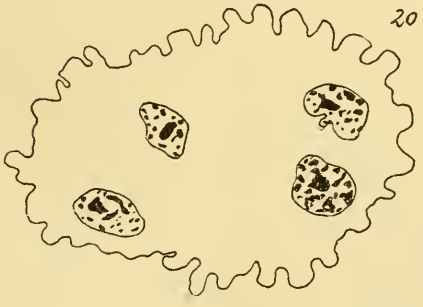
somen), endlich ein paar fragliche Gebilde (Fremdkörper, Kernreste?) angedeutet. Die Vergrößerung aller Figuren ist die gleiche, wie die der meisten Abbildungen auf Taf. I, z. B. der Fig. 1 bis 11. (Zeiß Apochromat hom. Imm. 2 *mm* Ap. 1·40, Comp. Ok. 6 — 1400fach.) Es ist also eine direkte Größenvergleichung möglich.

vorführen (z.B. Fig. 75). Wir sehen daselbst drei ganz getrennte Zentralgebilde in einer bereits deutlich, gegen die Norm vergrößerten Zelle, jedes mit einer schmalen (vielleicht seit kurzem neugebildeten) Sphärenzone umgeben. Ferner lehrt die Betrachtung der Nachbarschnitte, daß noch ein vierter Zentralkörper von gleicher Beschaffenheit vorhanden ist. Noch ein zweiter Modus erscheint denkbar und spielt neben dem ersten eine Rolle. Ich möchte ihn als „Pulsion" der Zentralkörper bezeichnen. Von dem alten Zentralkörper knospt ein junger, meist kleinerer ab, gelangt vielleicht durch eine Lücke der Sphäre (Textfigur 4) ins freie Plasma, während der Mutterkörper an seiner Stelle verbleibt und entweder seine Sphäre repariert oder regeneriert. So wären Verhältnisse nach Art der Fig. 80 aufzufassen: ein größerer Zentralkörper mit Sphärenschicht, in einiger Entfernung davon ein

Gruppe III.







kleinerer ohne oder besser, — noch ohne eine solche. Hiemit könnte ferner noch ein Bild in Zusammenhang stehen, das ich leider nur einmal sah. Es ist jenes, das durch die Zellschnittserie Fig. 38 bis 43 illustriert wird (leider nicht vollständig, denn der Schnitt Fig. 38 ist sicher nicht der erste, doch brach die ganze Serie gerade mit diesem Schnitte ab. Wir sehen in Fig. 38 eine zentrale größere Plasmamasse, ziemlich oberflächlich getroffen, was aus dem Vorhandensein zweier, ungefähr in der Mitte liegender Kerne erschlossen werden kann; rechts und links davon hängen, durch schmale Plasmabrücken verbunden, zwei kleinere Massen (eine davon zeigt einen Kern). Auf dem nächsten Schnitt (Fig. 39) ist die linke Masse verschwunden; die mittlere Masse ist größer geworden, links am Rande ist ein neuer Kern aufgetreten, in der Mitte sieht man den tangentialen Anschnitt der schollig zerfallenen und abgehobenen Sphäre, die wir schon oben erwähnten. Die rechte Plasmamasse enthält denselben Kern wie vorher (es ist überhaupt ihr einziger), sie hängt durch vier Brücken mit dem Hauptkörper zusammen, ungefähr in ihrer Mitte liegt ein kleiner, dicht gebauter Zentralkörper mit schmalem Sphärensaum und ziemlich gut ausgeprägter Strahlung. In Fig. 40 ist in der Hauptplasmamasse eine Dreizahl von Zentralkörpern in der abgehobenen Sphäre zu erkennen, die rechts anhängende Masse zeigt nur mehr Plasma. In Figur 41 ist zentral noch ein kleines Segment eines der drei Zentralkörper

durch den Schnitt abgetrennt, die übrigen Bilder bedürfen keiner Erläuterung. Ob die linke Plasmamasse der Fig. 38 auf den leider fehlenden Schnitten nicht auch ähnliche Verhältnisse gezeigt hätte wie die rechte, muß unentschieden bleiben. Wir sehen in dem vorliegenden Falle einen großen Amoebocyten mit neun Kernen und drei Zentralkörpern, letztere in einer zerfallenden Sphäre, daran mittelst dünner Brücken hängend mindestens ein kleineres Plasmastück mit einem Kern und einem Zentralkörper in einer Sphäre. Hier ist es besonders verlockend, eine Art von Zellknospung mit Pulsion eines Zentralkörpers anzunehmen und damit die Möglichkeit, außer der geschilderten karyokinetischen Vermehrung der Jugendstadien eine zweite Vermehrungsart, und zwar der bereits herangereiften Zellen zu konstruieren. Hier sei auch an die wohlcharakterisierten Zellformen mit den langen schlanken Pseudopodien erinnert, die schon oben beschrieben wurden (Fig. 18, 19, 95), und die Vermutung wenigstens ausgesprochen, daß sie diesem letzteren Vorgang ihre Entstehung verdanken. Vor allem Bau und Größe der Zentralkörper und Sphäre zeigt zwischen diesen Zellen und der „Knospe“ in Fig. 39 starke Übereinstimmung.

Gruppe IV.

In den Textfiguren habe ich weiterhin eine Anzahl von Zellen geschildert, welche man als fortgeschrittenere Zustände der Kern-

und Zentralkörpervermehrung betrachten darf. Die Figurengruppe I, eine Zelle darstellend, die ungefähr 19 Kerne enthielt, zeigt noch einige Erscheinungen, die an den ursprünglichen Zelltypus erinnern. Es ist bloß eine, freilich schon veränderte Sphäre (Textfigur 4) vorhanden, die in ihrem Innern 5 Zentralkörper enthält. (Die drei kleinen runden Gebilde im rechten oberen Quadranten sind keine Zentralkörper, auch keine Kerne, höchstens vielleicht Degenerationsprodukte solcher, wahrscheinlich aber ebenso wie die vielfach auch in anderen Zellen bemerkbaren dunklen Gebilde irgend welche andersartige, vielleicht fremde Einschlüsse des Plasmas.) Dort, wo die Sphäre voll getroffen ist (Textfigur 5), ist auch eine deutliche Radiensonne zu erkennen, deren Grenze ungefähr kreisförmig durch einzelne Fäden abgesteckt ist. Ich zweifle nicht daran, daß diese Fäden Pseudochromosomen resp. Chondromiten sind. Befunde von so zahlreichen (5) Zentralkörpern in einer Sphäre gehören zu den Seltenheiten. Vermutlich entsprechen sie bloß einem vorübergehenden Zustand, der alsbald von dem der Zerstreuung der Zentralkörper unter Bildung eigener Sphären abgelöst wird, wie ich dies schon oben auseinandergesetzt habe. Ein nach dieser Richtung fortgeschrittenes Stadium wäre die Zelle der Gruppe II. Wir zählen hier 13 Kerne und 9 sichere Zentralkörper. Ob die beiden kleinen Gebilde in Textfigur 8 oben und Textfigur 11 unten auch Zentralkörper sind, ist mir etwas zweifelhaft. Die sehr dunkle Färbung dieser Zelle ließ den morphologischen Charakter der beiden Körperchen nicht sicher feststellen, auch die stark periphere Lage der letzteren mußte Bedenken erregen. Als bemerkenswert möchte ich die elliptische Form der meisten Zentralkörper, z. B. in Textfigur 12, hervorheben, insofern, als damit schon eine Andeutung von abermaligen Vermehrungsvorgängen gegeben sein kann. Die Zelle enthält außerdem eine geringe Zahl Pseudochromosomen.

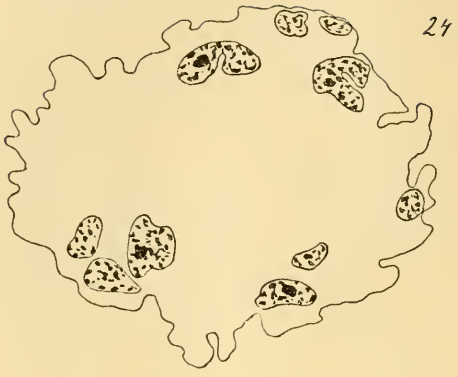
Auffallend war der vollständige Mangel der charakteristischen „Sphärenmarksubstanz“ um sämtliche Zentralkörper. Überhaupt bot diese Zelle mancherlei Abweichendes dar; so z. B. die nur auf einer Seite, da aber sehr deutlich entwickelten Pseudochromosomen und der Mangel an Pseudopodien. Auch die Zentralkörper wiesen eine von der Norm etwas abweichende Struktur auf, worauf ich aber, da es weiter nichts ergeben würde, hier nicht eingehen will. Endlich war die Lage der Zelle eine wenigstens für eine Riesenzelle abnorme. Sie befand sich nämlich nicht frei im Coelom, sondern in einem scheinbar abgesackten Recessus eines Nephridialmesenteriums. Möglicherweise haben aus dieser Lage sich ergebende Einflüsse die

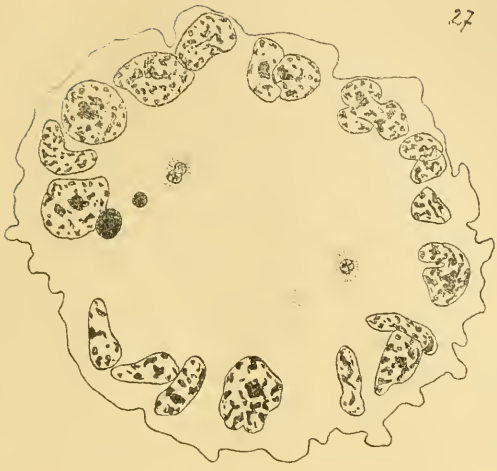
Strukturänderungen hervorgerufen.

Die Zelle der Gruppe III, von der sicher mindestens ein Schnitt fehlt, enthält, so weit aus den vorhandenen Schnitten zu zählen, 13 Kerne und 10 Zentralkörper. Da diese Schnitte sehr dünn waren, sind eine Anzahl Zentralkörper auf je zwei Schnitten zu sehen und so unter anderem auch die kleinen Körper in Figur 16 u. 18 als abgeschnittene Segmente zu erklären. Hier sehen wir bereits an drei Zentralkörpern (Figur 16 rechts oben, Figur 18 links, Figur 19 rechts) Zweiteilung unter dem schon oben charakterisierten Bilde der inäqualen Knospung.

Die Zelle der Gruppe IV war leider nur in fünf aufeinanderfolgenden Schnitten vertreten, von denen ich als für unsere Zwecke interessant bloß drei abbilde; die übrigen Schnitte waren zugrundegegangen und es ist mir so bedauerlicherweise die Möglichkeit benommen, diese in bezug auf die Zahl ihrer Gebilde vielversprechende Zelle vollständig zu analysieren. Aus dem Vorhandenen er-

Gruppe V.





sieht man die Existenz von sicheren 8 Kernen und 9 Zentralkörpern. Das Überwiegen der Zentralkörper über die Kerne ist sicher nur ein scheinbares, da wir nur die mittleren Schnitte vor uns haben, während vor allem die tangentialen Anschnitte der Zellen, die naturgemäß immer eine größere Zahl der bloß oberflächlich gelagerten Kerne enthalten, fehlen. Einer von den Zentralkörpern (Textfigur 21) hat eine Zweiteilung fast vollendet.

Endlich sei in Gruppe V ein exquisiter Fall vorgeführt. Die Zahl der Kerne beträgt mindestens 30—35, die der Zentralkörper 11, davon nicht weniger als 6 in Teilung. Dazu sei aber noch zu bemerken, daß die Zahl der in Teilung begriffenen Zentralkörper eine ange-

nommene Minimalzahl und in Wirklichkeit vielleicht höher ist. Denn wenn der Schnitt senkrecht auf die Teilungsachse eines solchen Körpers geht, kann dem Beobachter die Tatsache der Teilung entgehen und er höchstens in den Glauben geraten, ein einfacher Zentralkörper erscheine in zwei Schnitten. Auf diese Art wird sich sicher die Zahl der in Durchschnürung begriffenen Zentralkörper in allen diesen Zellen um ein Gewisses erhöhen müssen. So scheint es mir, um nur ein Beispiel anzuführen, ziemlich unzweifelhaft, daß die Körper rechts oben in Textfigur 25 und 26, die sich decken und die ich als einen einfachen Zentralkörper gezählt habe, in Wirklichkeit ein ebensolches Doppelkörperchen sind, wie etwa die beiden in Textfigur 28, das aber eben mit seiner Längsachse senkrecht auf der Schnittebene stand. Auch wenn man die Schnittdicke in Rücksicht zieht, erscheint hier sowohl wie in manchen anderen Fällen diese Vermutung berechtigt.

Um wenigstens eine der ganz großen Riesenzellen in einer unvereinfachten Darstellung vorzuführen, habe ich ein nach dem Schnitte der Textfigur 28 aufgenommenes Photogramm beigegeben, das uns den Habitus dieser Riesenzellen im Vergleich mit den bei gleicher Vergrößerung aufgenommenen Figuren der anderen Typen illustrieren soll. Auf dem Photogramm kam die überaus deutliche Strahlung namentlich um die beiden Doppelkörper leider nicht in voller Klarheit zum Ausdruck. Ich habe dieselbe deswegen in der Textfigur deutlicher hervorgehoben und möchte nur dazu bemerken, daß für gewöhnlich in den Riesenzellen die Strahlungen nicht besonders scharf zu erkennen, sondern nur aus dem radiären Bau des Sphärenplasmas zu erschließen sind. Um so wertvoller ist es, wenn, wie im vorliegenden Falle, diese letztere wichtige Struktur deutlich in Erscheinung tritt.

Allgemeine Betrachtungen.

Wenn ich nunmehr, nach Absolvierung meiner Beschreibung, in der ich mich absichtlich der vergleichenden Betrachtung und der Literaturkritik, sowie einer schärferen Nomenklatur enthielt, daran gehe, für die von mir gefundenen Erscheinungen Homologien und Erklärungen auf Grund des in der Literatur bereits vorliegenden Materials zu suchen, bin ich mir wohl bewußt, daß meinem Unternehmen eine ganze Reihe von Schwierigkeiten entgegenstehen. Die Zentralkörperlehre hat von ihrer ersten Begründung an sehr stark an dem widrigen Umstande gelitten, daß es sich um Gebilde handelte, die meist an der Grenze der Nachweisbarkeit stehen, wo-

bei man sich oft begnügen mußte, ein nicht weiter definierbares Körperchen durch irgend welche Merkmale (Verhalten bei der Teilung, zentrale Lage in einer Strahlung oder in einem besonders gearteten Plasmabezirke) einfach als in die betreffende Kategorie gehörig zu registrieren. Es ist ja im weiteren Verlaufe der Forschung in vielfacher Hinsicht besser geworden, man hat sich mit allen zu Gebote stehenden Hilfsmitteln der Kenntnis vom intimsten Bau der Objekte zu nähern getrachtet, zum Teile mit erfreulichem und vielversprechendem Erfolge, aber daß volle Klarheit und Übereinstimmung zwischen allen Forschern erzielt worden wäre, ist noch immer nicht der Fall. Es wäre überflüssig, an dieser Stelle die ganze Frage nach der Natur der Zentralkörper und vor allem die ungemein interessante Geschichte derselben aufzurollen angesichts der ausgezeichneten und zahlreichen Zusammenfassungen und Kritiken, die in den letzten Jahren erschienen sind. Ich verweise nur auf die Abhandlungen und Handbücher von Boveri, Meves, Gurwitsch, M. Heidenhain u. a. Es wird sicher für unseren Zweck das Beste sein, auch für den Fall unserer nicht unbedingten Zustimmung, die in den zusammenfassenden Übersichten der letzten Jahre zum Ausdrucke gebrachten Prinzipien auch hier zur Grundlage zu machen und von da aus Deutung und Kritik zu unternehmen. Daher brauche ich wohl eben mit Rücksicht auf die vorhandenen ausführlichen Zusammenstellungen, die gesamte hierhergehörige Literatur bei meiner Auseinandersetzung nicht zu referieren.

Eine der Hauptfragen in der Zentralkörperliteratur der letzten Zeit ist die, was eigentlich als der wesentliche Bestandteil der Zentralgebilde und was nur als gelegentliches Beiwerk oder irgend welchen Zwecken dienende Ergänzung zu betrachten sei. Eine sehr scharfe, doch nicht unangefochtene und auch von mir derzeit nicht akzeptierte Definition hat Boveri gegeben: Das allen Zellen zukommende Gebilde ist das Centrosom. In den Furchungszellen und in den Samenbildungszellen von ansehnlicher Größe und von Kugelgestalt, zeigt es in dem Inneren seiner kugeligen Hauptmasse, dem Centroplasma, ein — unter Umständen zwei — winzige Körnchen, die Boveri als Zentralkörner oder Centriolen bezeichnet. Er schildert ausführlich die Teilung der Centrosomen, der die Teilung der Centriolen vorangeht, namentlich in den Furchungszellen von Ascaris und Echinus. Den winzigen von Flemming und seinen Nachfolgern in den verschiedenartigsten Gewebszellen entdeckten Körnchen, die in überaus zahlreichen Fällen in Zweizahl (Diplosomen!) auftreten, spricht Boveri den Charakter von Centrosomen zu, wobei er offen-

bar den Standpunkt einnimmt und auch durch einige Angaben zu bekräftigen sucht, daß die Zellgröße und die Centrosomengröße einem gewissen Parallelismus unterworfen sind. Das Centriol erscheint trotz der erfolgreichen Sorgfalt, die Boveri seiner Erforschung widmet, nur als ein besonderer Bestandteil der Centrosomen in Ei-, Furchungs- und Samenzellen und ist in kleineren Zellen (Gewebszellen) zum mindesten nicht nachweisbar, wofür technische Gründe beigebracht werden. Das Centrosom ist jenes Gebilde, an welches sich die Radien und Spindelfasern ansetzen, ohne ins Innere einzudringen. Dies wird vor allem Kostanecki und Siedlecki gegenüber mit Nachdruck und, wie ich in Übereinstimmung mit Meves glaube, mit Recht vertreten. Freilich erfährt diese These eine Einschränkung durch die mehrfachen Angaben von radiärer Umwandlung der Centrosomen in gewissen Perioden ihres Daseins, es sei hier an die prachtvollen Bilder Vejdovskys und Mrázeks, Van der Strichts, Schockaerts und an manche andere Arbeiten erinnert.

Einer derartigen Deutung der Dinge haben sich viele Forscher angeschlossen und gebrauchen vor allem dementsprechend für die winzigen Körnchen in den Gewebszellen namentlich der Wirbeltiere den Ausdruck Centrosomen. So auch O. Hertwig in der neuen Auflage seines Buches „Zelle und Gewebe" (Allgemeine Biologie), wobei er auch auf das Beispiel Wilsons hinweist, und viele andere. Auch ich habe mehrfach entsprechend den von Boveri aufgestellten Grundsätzen meine nomenklatorischen Maßnahmen getroffen und so z. B. die Gewebsdiplosomen der Wirbeltiere, mit denen ich mich seinerzeit eingehend befaßte, als Centrosomen bezeichnet, ebenso in meiner vorläufigen Mitteilung die heute vorliegenden eigentümlichen Zentralkörper der Regenwurmamoebocyten, bei früherer Gelegenheit auch die mit den letzteren sicher identischen Zentralgebilde in den Ganglienzellen des Cerebralganglions vom selben Tiere. Daß ich diesen Standpunkt heute verlassen muß, hängt hauptsächlich mit den Äußerungen von Meves und Heidenhain über diesen Punkt zusammen.

Gurwitsch in seinem Buch über die Zelle hält es für verfrüht und überflüssig, darüber zu streiten, ob die Doppelkörnchen der Gewebszellen, resp. die häufig in abweichender Form (Stäbchen, Haken) auftretenden Zentralkörper in verschiedenen Zellgebilden den Centrosomen Boveris entsprechen oder nicht.

Endlich gibt es eine ansehnliche Reihe von Autoren, welche die ganze Frage mehr oder minder beiseite liegen lassen und die

Ausdrücke Centrosoma, Zentralkörperchen etc. ohne Rücksicht auf die Homologie promiscue und ohne Wahl in jedem Fall gebrauchen, in welchem sie eben ein Zentralgebilde feststellen können. Auch in jenem Falle, der meinen Befunden am nächsten kommt, dem von Rosa geschilderten Vorkommen in den Eleocyten von Allolobophora, wird der Ausdruck „Centrosfera", offenbar entsprechend dem Strasburgerschen Terminus Centrosphäre. benutzt, ohne des Genaueren begründet zu werden. Desgleichen hat Bürger sich einer scharfen Charakteristik seiner Zentralkörper enthalten, doch erscheint es mir für meine weiteren Ausführungen bemerkenswert, daß er in der Sphäre der Rhynchocoelomzellen entweder zwei getrennte Zentralkörper oder einen tief nierenförmig eingeschnürten findet.

Meves hat, wie ich glaube, in überaus schlagender Weise dargetan, daß das Boverische Centrosom ein Gebilde von durchaus beschränkter Verbreitung ist, daß es nur Ei-, Furchungs- und Samenzellen zukommt und daß hingegen bei den Gewebszelldiplosomen und verwandten Gebilden die Bezeichnung „Centrosomen" durchaus nicht angebracht ist. Besonders überzeugend wirkt in dieser Hinsicht die Schilderung der Spermatidenentwicklung von Lithobius, bei der man die direkte Kontinuität zwischen den Centriolen (im Sinne Boveris) und dem Diplosom der Spermatide erkennt, während die centrosomale Hülle in Wegfall kommt. Da aber die Diplosomen der Spermatiden sicher mit den Gewebszelldiplosomen übereinstimmen, so ergibt sich von selbst die Homologie der Boverischen Centriolen mit den Diplosomen. Das Boverische Centrosom fällt also aus dem notwendigen Bestand der Zelle heraus und wird nur einem beschränkten Kreis von Zellen zugesprochen, dessen Glieder untereinander wieder eine engere Verwandtschaft insofern zeigen, als sie große und jugendliche Elemente darstellen. Auch M. Heidenhain schließt sich in seinem neuen großangelegten Werk „Plasma und Zelle" im wesentlichen diesen gegen Boveris Anschauung gerichteten Argumenten an.

Wir können somit jetzt die Lehre von dem allgemeinen Vorkommen der Centriolen und von deren wesentlicher Bedeutung als Zentralgebilde der Zelle als gut fundiert betrachten. Die Diskussion darüber, was die ersten Beobachter (van Beneden, Flemming u. a.) vor sich gehabt haben, kann von unserem Standpunkte aus nicht in Betracht kommen und besitzt nur mehr historisches Interesse. Übrigens scheint Manches hievon durch die neueren Erörterungen

erledigt, indem u. a. z. B. auch Meves sich der Boverischen Auffassung, daß van Beneden im Ascarisei das Centrosom gesehen habe, angepaßt hat, worin ihm jüngst auch Heidenhain gefolgt ist.

Das für uns vorläufig wichtigste Ergebnis der neueren Zentralkörperliteratur ist also das allgemeine Vorkommen der Centriolen und das nur auf ganz bestimmte Kreise beschränkte der Centrosomen.

Unter der Voraussetzung der Richtigkeit dieses Satzes wollen wir uns jetzt den Eigenschaften der Centriolen selbst zuwenden. Boveris Erfahrungen beziehen sich bloß auf die Centriolen der Geschlechts- und Furchungszellen. Er zeigt uns die in überaus regelmäßiger Weise erfolgende Zweiteilung der Centriolen im Zusammenhang mit den Zellteilungsakten und als einleitenden Prozeß der Centrosomenteilung, so daß er sich sogar versucht fühlt, analog der „indirekten Kernteilung" auch von einer „indirekten Centrosomenteilung" zu sprechen, bei welcher den Centriolen etwa eine Rolle analog der der Chromosomen zufällt. Über die Centriolen der Gewebszellen hat uns Heidenhain in seinen früheren Arbeiten und in übersichtlicher Weise nochmals in seinem jüngsten Werke seine Ansichten auseinandergesetzt und hievon sei nunmehr das Wichtigste zitiert.

Heidenhain gibt unter anderem folgende Definition[1]): „Die Zentralkörperchen oder Centriolen sind scharf umgrenzte, solide Granula von sehr geringer Größe, seltener Stäbchen von gedrungener oder verlängerter Gestalt. Sie besitzen die Fähigkeit zu assimilieren, zu wachsen und sich durch Teilung oder Knospung zu vermehren. Sie zeigen in hohem Grade die Neigung, Gruppen zu bilden, wobei sie durch eine zwischen ihnen befindliche Substanz (Centrolinin) aneinander gekettet sind. Diese in sich verbundenen Gruppen, Cytocentren oder Mikrocentren, verhalten sich als Ganzes zu den eingeschlossenen Centriolen wie die Histomeren einer oberen Ordnung zu denen der nächst unteren Ordnung. Es können die Gruppen sowohl wie auch einzelne Centriolen, letztere allerdings nur während der Mitose, als körperliche Zentralgebilde plasmatischer Strahlensysteme auftreten."

Versuchen wir es nun, die von mir geschilderten Zentralkörper (dieses Wort wie gesagt als ganz indifferente Bezeichnung genommen)

[1]) Von mir gesperrt.

in ihrem Wesen genauer zu erkennen und vor allem zu benennen, so werden wir vielfach in Verlegenheit geraten und die in der Literatur vorhandenen Definitionen in mehr als einer Beziehung als unzureichend zu bezeichnen haben, insoferne als sie uns keine unfehlbare Basis für die Einreihung unserer Zentralgebilde abgeben.

Fragen wir zunächst in folgender Art: Sind die von mir beschriebenen Gebilde dem Boverischen Centrosoma zu vergleichen? Ich habe in meiner vorläufigen Mitteilung die Frage bejaht, mußte freilich dabei an dem Centrosomenschema, wie es Boveri aufstellt, eine Modifikation vornehmen, respektive in meinem Falle eine Ausnahme davon statuieren. Was mich zu der Benennung „Centrosoma" veranlaßte, war zunächst die bedeutende Größe (maximal bis 4 μ), die ich an den Körperchen messen konnte. Dann der Umstand, daß ich im Anschlusse an Boveri die selbständige Existenz anderer Gebilde als der Centrosomen (z. B. der Centriolen) nicht in Erwägung zog, sondern vielmehr auch die Gewebszelldiplosomen etc. als Centrosomen betrachtete. Eine Anzahl feinerer Eigenschaften stimmten noch zum Begriff der Centrosoma: Endigung der Strahlen an dem Körperchen, stärkere Färbbarkeit gegenüber dem umgebenden Plasma. Die gitterartige Struktur, wenn sie auch bedeutend ausgeprägter ist, als die oft sehr fraglichen Netzstrukturen der Centrosomen, konnten mit gutem Willen auch noch in Vergleich gezogen werden. Doch hatte ich diesbezüglich schon damals meine Bedenken, zumal ja von Boveri die Substanz des Centrosoms (Centroplasma) als ganz oder nahezu homogen und nur bei Echinus als äußerst feinwabig geschildert wurde. Das Fehlen jeglicher centriolartiger Bildungen hingegen ließ mich an der Allgemeingültigkeit des Boverischen Centrosomenbegriffes zweifeln, ohne daß ich es aber damals wagte, meinen Gebilden auf Grund dieser Tatsache den Centrosomencharakter zu verweigern. Bei nachmaliger näherer Beschäftigung mit den Arbeiten Heidenhains und Meves', sowie der übrigen Literatur sah ich mich veranlaßt, den Deutungen dieser Autoren beizutreten, und ich mußte mich von neuem nach einer passenden Unterbringung für die von mir gesehenen Gebilde umsehen. Es schien vor allem unwahrscheinlich, Centrosomen im Sinne Boveris gerade in solchen Zellen anzunehmen, welche weder durch besondere Größe, noch durch intensive Teilungstätigkeit sich den durch den Besitz von Centrosomen ausschließlich gekennzeichneten Geschlechts- und Furchungszellen an die Seite stellen konnten. Sind ja weitaus die meisten Formen der Regenwurmamoebocyten, und gerade die mit

den größten und bestentwickelten Zentralkörpern karyokinetisch nicht tätig.

Kurz gesagt, ich begann den Fall ernstlich in Erwägung zu ziehen, daß die fraglichen Dinge in den Kreis der Centriolen (im Sinne Heidenhains und Meves) hineinzubeziehen seien. Ob ich freilich mit diesem Versuche auf den Beifall der beiden Autoren, namentlich des ersteren rechnen kann, erscheint mir noch ungewiß. Ich will im Nachstehenden versuchen, das Für und Wider der von mir ausgesprochenen Möglichkeit abzuwägen.

Dafür spricht:

1. die Schwierigkeit einer Klassifikation meiner Centralgebilde als Centrosomen,

2. die Teilungs- resp. Knospungserscheinungen,

3. die Gruppenbildung,

4. das Verhalten bei der Mitose,

5. der bisher feststehende Mangel von Centrosomen in Körperzellen überhaupt.

Dagegen könnte sprechen:

1. die bedeutende Größe und

2. die wohl damit zusammenhängende kompliziertere Struktur,

3. das häufig (wohl in der Überzahl der Fälle) einzelne Vorkommen der Körperchen.

Die Centrosomen sind gewöhnlich kugelige Gebilde von nahezu homogenem bis feinwabigem Bau, der Gerüstbau meiner Körperchen mit seiner größtenteils oberflächlichen Anordnung, die scharf nachweisbare Membran, der Mangel von eigenen Centriolen sind bisher in solcher Ausbildung bei echten Centrosomen nicht beschrieben worden.

Die Teilungs- und Knospungserscheinungen entsprechen fast vollkommen dem, was Heidenhain von den Centriolen geschildert hat. Ungleiche Größe der Teilstücke, gleichzeitige Zerschnürung in mehrere Tochterstücke — alles das spielt sich — nur in etwas vergrößertem Maßstabe ab, wie in Heidenhains Objekten, den Leukocyten und ähnlichen Zellen, mit denen ja überdies mein Untersuchungsobjekt vielfache Übereinstimmung, ja, man kann getrost sagen, histologische Homologie aufweist. Ich möchte auf die höchst einfachen, kaum einfacher denkbaren Zerschnürungsvorgänge meiner Körperchen, die ich ja in vielen Abbildungen dargestellt habe, und auf die prinzipielle Übereinstimmung mit den Heidenhainschen Knospungserscheinungen an den

Centriolen auch insofern großes Gewicht legen, als erstens diese Vorgänge sich in übereinstimmender Weise in ruhenden Zellen abspielen, während bekanntlich Centrosomen nur in Zellen mit intensiver Teilungstätigkeit beobachtet werden und sich nur gelegentlich der Mitose teilen, und weil ferner die prachtvollen Untersuchungen Boveris und anderer den Modus der Centrosomenteilung zwar in verschiedenen Objekten in verschiedener Weise, doch immer unter sehr komplizierten Veränderungen der Form und sonstigen Beschaffenheit kennen gelehrt haben. Nie ist von einem Centrosom einfache Durchschnürung berichtet worden. Würde man den Teilungsmodus allein in Betracht ziehen und als entscheidend ansehen, man würde unsere Zentralgebilde unbedingt als Centriolen auffassen müssen.

Zu einem ähnlichen Ergebnis führt die Betrachtung der Gruppenbildung; das offensichtlich auf Teilung respektive Knospung hin zustande kommende Auftreten von zwei, drei, vier, ja fünf Körperchen in einer deutlich zusammengehörigen Gruppe (Zusammenfassung durch eine gemeinsame Sphärenzone) erinnert in überzeugender Weise an Heidenhains Mikrozentren, wobei ich es mir freilich versagen muß, auf die weiteren Konsequenzen der Mikrozentrenlehre, zu deren Kritik ich aus meinen Beobachtungen kaum passendes Material schöpfen könnte, einzugehen. Daß Gruppenbildungen von vielen, bis Hunderten, Centriolen wie sie Heidenhain beschreibt, in meinem Objekte nicht vorkommen, kann keinen Grund gegen die allgemeine Vergleichbarkeit von Heidenhains und meinen Bildern abgeben.

Die Betrachtung der mitotischen Teilung der Amoebocyten hat uns darüber belehrt, daß unter Verkleinerung des großen kugeligen Körpers alsbald an den Spindelpolen eine Zweizahl derselben auftritt, ganz entsprechend den Bildern von Zellteilungen zahlreicher Zelltypen, die in der Literatur vorfindlich sind (so die Teilung der embryonalen roten Blutkörperchen nach Heidenhain, die vielfachen Schilderungen der Geschlechtszellteilung und des gleichen Vorganges in den verschiedensten Gewebszellen). Diese doppelten Körperchen an den Spindelpolen entsprechen ohne Zweifel den Centriolen, nicht den Centrosomen, denn die Verdoppelung letzterer, falls sie überhaupt eintritt, wie z. B. bei der Furchung, erfolgt ja erst viel später, frühestens in den Endphasen der Teilung. Man müßte denn, um den Centrosomencharakter zu retten, in solchen Fällen annehmen, daß die Centrosomenteilung viel früher vollendet ist, als in den klassischen Objekten für Untersuchung der

Centrosomen, den Furchungszellen. Da scheint es doch angemessener, die Körperchen als Centriolen aufzufassen. Im besonderen ist es auffällig und entspricht bedauerlicherweise einer Lücke in meinen Untersuchungen, daß ich an den Spindelpolen der sich teilenden Zellen vom Typus III Doppelcentriolen nachweisen kann, während in den ruhenden Zellen meist nur einfache Centriolen enthalten sind. Es ist kaum anzunehmen, daß etwa beim Übergang von den teilungsfähigen Stadien zu den nicht teilungsfähigen eine Verschmelzung der getrennten zwei Centriolen der Tochterzellen aus der letzten Teilung zu einem einheitlichen Körper stattfindet; dieser Vorgang würde in anderen Objekten schwerlich Seinesgleichen finden können. Viel eher könnte man meinen, daß das Ende der Teilungsfähigkeit dieser jugendlichen Zellen sich durch eine langsamere Teilungsfolge und durch Verzögerung respektive Unterbleiben der vorzeitigen Centriolteilung einleitet und so allmählich einen Übergang in das weiterentwickelte, doch teilungsunfähige Stadium des Typus II mit in der Regel einfachem Centriol vermittle. (Dies alles natürlich nur unter der Voraussetzung des Zutreffens meiner oben begründeten Annahme über die Entwicklungsreihe der Amoebocyten.)

Schließlich kommt noch der nach dem jetzigem Stande der Lehre angenommene Mangel von Centrosomen in Körperzellen in Betracht, der, als Regel betrachtet, eine bemerkenswerte Ausnahme erführe, wenn unsere Gebilde sich als Centrosomen erwiesen.

Da Centrosomen in Körperzellen fehlen und da ihr Vorkommen gerade auf solche Zellen beschränkt ist, in denen rasch aufeinanderfolgende karyokinetische Vorgänge sich abspielen, fällt selbstverständlich die Möglichkeit außer Betracht, tiefer gehende Vergleiche zu ziehen. Doch ist folgendes nicht ohne Belang: Die Centrosomen haben dort, wo sie auftreten, eine sichere Beziehung zu den Vorgängen der Karyokinese, die sich insofern genauer präzisieren läßt, als die Größe der Zellen und das Auftreten der centrosomalen Hüllen um die Centriolen miteinander verknüpft sind. Besonders wahrscheinlich wird dies, wenn man das Vorhandensein von Centrosomen in den ganz außergewöhnlich großen Spermatozyten der Myriapoden in Betracht zieht, während in der Spermatogenese der größten Mehrzahl anderer Tiere Centrosomen vermißt werden. Nun sind unsere Amoebocyten weder von so enormer Größe, daß hieraus die Entwicklung von Centrosomen postuliert werden müßte, noch auch zeigen die Zentralkörper während der Teilung Zeichen jener außerordentlichen typischen positiven Größenänderungen, wie wir sie in den Eiern von Ascaris, Echinus, Myzostoma etc. kennen gelernt

haben. Gerade bei der Karyokinese der jungen Amoebocyten findet schon während der ersten Akte eine auffällige Verkleinerung statt, die bis zum Schlusse anhält, die ruhende Zelle hat die größten Zentralgebilde. Das stimmt nicht zu den Vorgängen in Eiern, wo z. B. bei Echinus (Boveri, Tafel III, Fig. 29) das Centrosom während des Tochtersternstadiums die bedeutendste Größe erreicht. Wären unsere Körper Centrosomen, so hätte man nach Analogie wohl einiges Recht, ähnliche Veränderungen während der Zellteilung an ihnen sich abspielen zu sehen, wie bei Furchungs- oder Geschlechtszellen. Wie wir sehen, ist das nicht nur nicht der Fall, sondern die intensivste Teilungstätigkeit der fraglichen Gebilde spielt sich gerade in der ruhenden Zelle ab, wodurch eine Annäherung an die auch sonst ähnlichen Verhältnisse der centriolenreichen Leukocytenformen und Riesenzellen der Wirbeltiere, und somit auch wieder die Möglichkeit eines Vergleiches mit den Centriolen gegeben erscheint.

Freilich darf hier nicht verschwiegen werden, daß schon Boveri das von den Eicentrosomen abweichende Verhalten der „Gewebszellcentrosomen" (in unserem Sinne als Centriolen zu bezeichnen) in bezug auf die Größenveränderungen während der Mitose kannte und beispielsweise selbst die Aufmerksamkeit darauf lenkt, daß bei Salamandra die Zentralkörper an den Spindelpolen den ruhenden an Größe nachstehen. Er hält diese Differenz für seine Lehre für irrelevant. Ich glaube, daß dieser Standpunkt nicht ganz berechtigt ist, und jedenfalls darf dem gegenüber die Forderung aufgestellt werden, daß Veränderungen während des Teilungsvorganges, die im Ei von Ascaris, Echinus und anderen Objekten so außerordentlich spezifischen Charakter aufweisen, denselben auch während des Ablaufes der analogen Erscheinungen in Gewebszellen bewahren sollten. Durch all dies wird es für mich immer wahrscheinlicher, daß die Gewebezellen an ihren Spindelpolen während der Teilung etwas anderes besitzen als Centrosomen — es bleiben da nur die Centriolen übrig —, und daß dies auch für meine Befunde gilt.

Das Centrosom, wie wir es in Geschlechts- und Furchungszellen kennen, erscheint dagegen gewissermaßen als notwendige physiologische Ergänzung eines für besonders ausgiebige Leistungen bestimmten karyokinetischen Apparates.

Es sollen nun auch die Bedenken zum Worte kommen, die sich gegen die Centriolnatur unserer Körperchen anführen lassen. Ich will das an dritter Stelle angeführte zuerst erledigen.

Ob es absolut notwendig ist, daß die Centriolen, entsprechend den zahlreichen Befunden an embryonalen und entwickelten Gewebezellen, immer in Gruppen von zwei oder mehreren in jeder Zelle angetroffen werden müssen, erscheint mir zum mindesten fraglich. Es ist schwer, hier jene wenigen Funde zur Unterstützung heranzuziehen, wo scheinbar nur ein Centriol vorhanden ist. Heidenhain z. B. nimmt in solchen Fällen gerne Verklumpung der Centriolen an. Man muß aber folgendes in Rücksicht ziehen: die Kenntnis von den Diplosomen, sowie überhaupt der mehrfachen Centriolen beruht fast ausschließlich auf Untersuchungen an Chordaten. Von Wirbellosen sind nur spärliche Nachrichten über Diplosomen und Ähnliches in Gewebszellen gegeben worden. Es mag ganz wohl ein für die ruhenden Gewebszellen der Chordaten charakteristisches Merkmal darin bestehen, daß die Centriolen sich vervielfachen. Keinesfalls kann meines Erachtens der hier aufgewiesene Gegensatz für sich allein die Ansicht, daß es sich in den Zentralgebilden der Amoebocyten um Centriolen handelt, erschüttern, wenn nicht noch andere, gewichtigere Argumente hinzukommen.

Viel maßgebender hingegen sind die Schwierigkeiten, die aus der bedeutenden Größe und der komplizierteren Struktur sich ergeben können. Und hier müssen wir ernstlich fragen, ob wir die strenge Fassung des Centriolbegriffes, wie wir ihn beispielsweise bei Heidenhain finden, akzeptieren können. Dieser Autor sagt, daß die Centriolen sehr geringe Dimensionen haben, daß die kleinsten bereits an der Grenze der Sichtbarkeit (0·2 μ) liegen. In bezug auf die allgemeine Größe der Centriolen fühlt sich Meves veranlaßt, Boveri gegenüber sich folgendermaßen auszusprechen[1]):

„Daß die Größe der Centriolen sich nach der Größe der Zellen richte, ist, nebenbei bemerkt, falsch. Die Centriolen sind vielmehr im allgemeinen in allen Zellen, großen und kleinen, von gleicher Winzigkeit, sind aber keineswegs in kleinen Zellen winziger als in großen."

Meine eigenen Erfahrungen veranlassen mich zu einem gewissen, jedoch bloß teilweisen Widerspruch. Ich habe unbedingt den Eindruck, daß die Centriolen im Seeigelei zu den allerkleinsten Gebilden gehören, die man noch erkennen kann, und die man überhaupt nur aus dem Grunde findet, weil man nach ihnen in der fast homogenen Centroplasmasubstanz mit großer Aufmerksamkeit sucht. Die Centriolen im Ascarisei sind bedeutend größer, eine Messung ist

[1]) Von mir gesperrt.

natürlich kaum durchführbar. (Boveri berichtet übrigens gerade das Entgegengesetzte.) Die Centriolen in den Epithelien der Wirbeltiere sind abermals bedeutend größer und lassen sich schon messen, so fand ich (Fehler sind begreiflicherweise nicht ausgeschlossen) die Körnchen des Diplosoms in den Becherzellen der Salamanderlarve bereits der Messung gut zugänglich und über 0·5 μ groß. Die Centriolen im Ei von Thysanozoon (Van der Stricht), die in der Spermatozyte von Lithobius (Meves) zeigen gleichfalls eine beträchtliche Größe, vollends die im Ei von Thysanozoon in der Arbeit von Schockaert dargestellten, die wahre Riesen ihrer Art sind. Doch spielen vielleicht hier subjektive Täuschungen des Zeichners eine zu große Rolle und lassen es nicht zu, aus Abbildungen weitere Schlüsse zu ziehen. Doch meine eigenen Eindrücke genügen mir zu der Annahme, daß die Größe der Centriolen eine sehr verschiedene sein kann. Von dieser Seite aus besteht also meines Erachtens kaum eine Schwierigkeit, einmal auch für besonders große Gebilde den Centriolcharakter in Anspruch zu nehmen.

Etwas anders gestaltet sich jedoch die Sachlage, wenn man die weiteren Ausführungen Heidenhains über dieses Thema in Rücksicht zieht.

Heidenhain ist geneigt, in den Centriolen „histologische Elementarkörper oder Histomeren niederster Größenordnung" zu erblicken, und fügt an gleicher Stelle folgende Definition dieser Begriffe an[1]):

„Histologische Elementarkörper sind lediglich solche Gebilde, die bei der mikroskopischen Zerlegung der lebendigen Masse in letzter Linie unter bestimmter Form und Begrenzung erkennbar sind; dieselben sind freilich wiederum in sich zusammengesetzt, aber ihre Komponenten sind nicht mehr histologischer (mikroskopischer), sondern metamikroskopischer Natur. Es würde also in Frage kommen, ob man vermuten darf, daß die Centriolen etwa in absehbarer Zeit durch das Mikroskop noch weiterhin auflösbar sein werden."

Hieran anschließend führt Heidenhain aus, daß wir mit den besten heute vorhandenen optischen Hilfsmitteln nicht mehr imstande sind, mikroskopische Größenunterschiede unter 0·2 μ zu erkennen und messend zu fixieren. Mit Rücksicht auf die erreichte Höchstgrenze optischer Leistung durch Abbe „bleibt", so äußert sich

[1]) Von mir gesperrt.

Heidenhain, „erstlich einmal, praktisch genommen, nichts anderes übrig, als in den Centriolen histologische Elementarkörperchen zu sehen, und zweitens läßt sich fernerhin aus der Natur des Objektes heraus und auf Grund theoretischer Erwägung klarlegen, daß die weitere Zusammensetzung der Centriolen auf dem Gebiete des Molekularen oder der Tagmen zu suchen ist".[1])

Betreffs des ersten Punktes halte ich es denn doch nicht für völlig zulässig, unsere Vorstellungen vom Bau eines infolge der Unzulänglichkeit unserer Hilfsmittel nicht mehr analysierbaren Gebildes, in der Weise wie es Heidenhain tut, zu begrenzen, abgesehen davon, daß wir ja gerade in den letzten Jahren durch technische Errungenschaften, die sich auf Voraussagen Abbes aufbauen, in den Stand gesetzt wurden, die Leistungsfähigkeit der mikroskopischen Analyse abermals um ein Beträchtliches zu erhöhen. Es ist bestimmt zu erwarten, daß beispielsweise der neuen Einrichtung für Photographie im ultravioletten Licht, wie sie von Köhler in den Zeißwerken zur Ausführung gebracht wurde, wie in unserer Frage, so auch auf vielen anderen Gebieten der feineren Histologie eine erfolgreiche Anwendung beschieden ist, und das auf das Doppelte der bisherigen Größe gesteigerte Auflösungsvermögen dieses Apparates, der noch dazu am ungefärbten und am lebenden Objekt angewandt werden kann, unsere Kenntnisse in kaum geahnter Weise fördern wird. Leider war es mir, trotz lebhaften Wunsches, den granulären und fibrillären Strukturen des lebenden Protoplasmas auf diesem neuen Wege näherzutreten, bisher noch nicht möglich, einen Versuch mit dem genial erdachten Apparat anzustellen.

Die theoretischen Erwägungen Heidenhains, welche gleichfalls die Einfachheit der Centriolen bekräftigen sollen, sind folgende:

Er führt vor allem an, daß scharf und isoliert dargestellte Centriolen drehrund sind, keine Buckel oder Protuberanzen lassen auf weitere histologische Zusammensetzung schließen. Dieses Argument hat Boveri bereits bei früherer Gelegenheit kritisiert und auch ich möchte der runden Gestalt in dem angedeuteten Sinne kein großes Gewicht beilegen. Es gibt Kerne, die streng rund gestaltet sind, desgleichen Sekretkörner oder Tröpfchen, die, wie beispielsweise die aus dem Wiener Institute jüngst veröffentlichte Arbeit von Nirenstein zeigt, einen morphologisch komplizierten Charakter haben u. s. f. Wenn Heiden-

[1]) Von mir gesperrt.

HAIN schon die drehrunde Gestalt allein als Ausdruck eines morphologisch nicht mehr komplizierten Baues ansieht, so erhebt sich natürlich gegen die allgemeine Geltung der Lehre von der Elementarität der Centriolen auch die von HEIDENHAIN nicht verschwiegene Tatsache des Vorkommens von Centriolen von wohlcharakterisierter, jedoch nicht kugeliger Gestalt, z. B. jener stäbchenartigen Bildungen, die in den verschiedensten Geschlechtszellen von MEVES, v. KORFF, ZIMMERMANN und zuletzt von dem Ehepaare SCHREINER gefunden wurden. Die SCHREINERschen Beschreibungen entsprechen dabei in überaus vollkommener Weise den Anforderungen, die HEIDENHAIN sonst an die Centriolen stellt (man denke an die Knospungserscheinungen der stabförmigen Centriolen u. s. w.). Es erscheint mir nicht berechtigt, wenn HEIDENHAIN die morphologische Natur der stäbchenförmigen Zentralgebilde für „noch nicht ganz aufgeklärt" hält. Sie ist es mindestens ebenso sehr, wie die der kugeligen oder punktförmigen. Ich selber glaube ganz bestimmt die Diplosomen in Epithelzellen einiger Wirbeltiere aus zwei elliptischen Körperchen zusammengesetzt gefunden zu haben. Auch viele stäbchenförmige oder elliptische Formen von Flimmerbasalkörnern, die, wenn auch deren Centriolnatur noch nicht allgemein anerkannt ist (auch von HEIDENHAIN), doch den histologischen Elementarkörpern HEIDENHAINS zugerechnet werden dürften, sprechen gegen die allgemeine Gültigkeit der drehrunden Gestalt.

Auch die sicher festgestellte Verschiedenheit der Centriolengröße und vor allem deren Variationen in demselben Tier resp. derselben Zelle scheinen mir gegen HEIDENHAINS Auffassung verwertbar. Wenn HEIDENHAIN meint, daß ein eben noch mit den besten Hilfsmitteln nachweisbares Körnchen nicht mehr morphologisch, sondern nur mehr molekular zusammengesetzt sein kann (und er führt diesen Gedankengang speziell für die kleinsten Gebilde von 0·2 μ Größe auf pag. 264 seines Werkes durch), so ist es sicher logisch zulässig, einem nur um ein Geringes größeren Körper schon die Möglichkeit morphologischer Zusammensetzung, wenn auch in jetzt nicht nachweisbarer Form, zuzubilligen. Ob vollends dem Argument, daß die kleinsten nachweisbaren Centriolenmassen mit Rücksicht auf die Größe der organischen Moleküle nur noch molekular zusammengesetzt sein können, wirklich eine bindende Kraft innewohnt, habe ich zu entscheiden nicht den Mut.

Wenn es hier den Anschein hat, als ob ich HEIDENHAINS und anderer Forscher Annahmen von dem Vorhandensein elementarer,

bloß molekular zusammengesetzter morphologischer Einheiten unbedingt ablehne, so muß ich mich gegen diesen Anschein verwahren. Das, wogegen ich mich wende, ist die von mir als willkürlich und künstlich empfundene Tendenz, ein Schema der Stufenfolge von histologischen Einheiten, von denen immer eine der nächsten untergeordnet ist, zu konstruieren und alles Gefundene gewaltsam hineinzuzwängen. Ich komme hiemit zum Schlusse dieser Betrachtungen. Wenn, wie HEIDENHAIN es selbst zugibt, die als Histomeren niederster Ordnung angesehenen Centriolen in ihrer Größe und Form schwanken können und (nach diesem Autor) relativ beträchtliche Größen (0·8 μ) erreichen können, ist kein Hindernis gegeben, die Möglichkeit einer weiteren Vergrößerung des Einzelgebildes in Rechnung zu ziehen. Ich glaube, man muß nicht unbedingt fordern, daß man, um zu größeren, gröberen, morphologisch analysierbaren Einheiten zu gelangen, eine Zusammenfassung elementarer Einheiten zu einer solchen von höherer Ordnung annehme; man darf sich vielmehr auch die kleinste Einheit, wenn wir überhaupt den Begriff „morphologische Einheit" hier beibehalten wollen, gradweise mit Erhaltung ihrer Individualität vergrößert denken, bis man endlich unvermerkt und allmählich zu Gebilden von komplexerem Bau kommt. Ich wenigstens kann mir ganz gut vorstellen, und glaube mich dabei nicht einmal in allzu scharfem Gegensatz zu anderen Autoren, daß eine molekulare Zusammensetzung graduell zu einer unseren Sinnen nachweisbaren morphologischen wird.

Wenden wir das Gesagte auf unser Beispiel an, so ergibt sich folgendes:

Ich habe den Nachweis zu erbringen getrachtet, daß die Zentralgebilde der Regenwurmamoebocyten Gebilde sind, die wir, wenn überhaupt mit einer der bekannten und benannten Strukturen, mit den Centriolen vergleichen können. Ihre außerordentliche Größe und Struktur hätte ein solches Beginnen vielleicht verboten. Indem ich vorhin meinen prinzipiellen Standpunkt in dieser Frage gekennzeichnet habe, berufe ich mich ferner auf meine tatsächlichen Befunde zur Ergänzung derselben. Ich habe alle Größenübergänge der Zentralgebilde von 4 μ Maximalgröße bis nicht ganz 1 μ Durchmesser beschrieben und abgebildet. Ich habe weiter sogar an den Bildern der karyokinetischen Teilung gezeigt, daß die Größe des Zentral-

körpers noch weiter sinken kann, bis zu jenem geringen Maß, das von HEIDENHAIN unbedenklich als das eines Centriols anerkannt wird. Er wird gewiß auch diesen Titel den an den Spindelpolen meiner karyokinetischen Figuren sitzenden Pünktchen nicht versagen. Hand in Hand mit dieser durch alle Übergangsstufen belegten Verminderung der Größe ging eine Vereinfachung der Struktur; von einem reichentwickelten Netz oder Gerüst der größten Körper kamen wir zu solchen, die homogen schwarz färbbar sind, ohne daß an irgend welcher Stelle der Reihe ein plötzlicher Sprung ein Verschwinden irgend welcher etwa als Centroplasmen zu deutender Bestandteile oder gar die Auflösung eines größeren Gebildes in eine Anzahl kleinere von niederer Ordnung erfolgt wäre.

Selbst für den Fall, als meine Befunde vereinzelt und auf das von mir benutzte Objekt beschränkt bleiben, verlieren sie nichts von ihrer grundsätzlichen Bedeutung, die in dem Nachweis gipfelt, daß Gebilde, die man allzu schematisch als Elementarbestandteile bezeichnet hat, noch morphologisch komplex sein können und in günstigen Fällen den Nachweis dieser Eigenschaften in überzeugendster Weise gestatten.

Die gerüstartige Struktur der Centriolen in den Lumbricusamoebocyten mit ihren hauptsächlich superfiziell gelagerten polygonalen Maschen ist, wie ich wohl sagen kann, eine Erscheinung, die man bisher an Zentralkörpern in gleicher Weise nicht beobachtet hat; diese Neuheit der Erscheinung veranlaßt mich, um eventuell zu gewärtigenden Einwänden zu begegnen. noch zu einer kurzen Erörterung. Wer meine Bilder sieht, vor allem die bei stärkerer Vergrößerung gezeichneten, beziehungsweise photographisch aufgenommenen Figuren 21 bis 33 und 96 bis 99, wird am Ende, wenn er für den Augenblick an die wirkliche, relativ geringe Größe dieser Dinge nicht denkt, auf die Vermutung geraten, es könne sich um Angehörige jener vielleicht nicht ganz einheitlichen Gruppe von Strukturen handeln, die unter dem Namen Zentralkapseln, Pseudochromosomen, Centrophormien, Apparato reticolare etc. in der neueren Literatur vielfach beschrieben worden sind. In der Tat ist eine gewisse Formähnlichkeit beispielsweise mit den von BALLOWITZ im Epithel der Membrana Descemeti beschriebenen Centrophormien nicht zu verkennen. Doch brauche ich wohl nicht ernstlich zu befürchten, daß

nach Kenntnisnahme meiner Beschreibungen eine Verwechslung meiner Zentralkörper mit solchen Bildungen geschehen kann. Ich habe ja eine so große Menge von Eigenschaften festgestellt, welche meine Körperchen mit den echten Centriolen teilen, ich brauche nur an ihre Teilnahme an der Mitose, ihre Teilung. ihre im Vergleich zu den Centrophormien geringe Größe zu erinnern. In den Centrophormien gelang der Nachweis der Zentralkörper in Form von Centriolen. In meinem Objekt ist bekanntlich gerade ein solcher Fund nicht zu machen gewesen. Aber es kommt noch ein zweiter, viel wichtigerer Umstand hinzu. Die erwähnten Bildungen des Cytoplasmas haben in den meisten der beschriebenen Fälle den Nachweis gestattet, daß sie eine Art Korb oder Gitter um die Sphäre bilden. Nun weisen unsere Amoebocyten eine ungemein ähnliche Struktur auf in jenen fadenartigen Gebilden, deren ausführliche Beschreibung ich oben gegeben habe. Indem ich mich in der Literatur nach Dingen umsah, die mit diesen Fäden am meisten Ähnlichkeit haben, kam ich auf die von HEIDENHAIN in Samenzellen sowie in einigen anderen Zellarten beschriebenen Pseudochromosomen; tatsächlich ist ja die färberische, morphologische und topographische Übereinstimmung eine ganz auffallende. HEIDENHAIN selbst rechnet ja die Pseudochromosomen, Centrophormien etc. im großen und ganzen zu jenen Strukturen, welche wir mit BENDA als Mitochondrien resp. Chondromiten bezeichnen. MEVES hat jüngst hierhergehörige Strukturen in embryonalen Zellen beschrieben und sie mit dem besonderen Namen Chondriokonten belegt. Desgleichen hat GOLDSCHMIDT wie auch andere Autoren ähnliches in Gewebszellen verschiedener Tiere gefunden. Freilich weichen GOLDSCHMIDTS Deutungen von der üblichen ab, indem er alle diese Gebilde für die Gruppe der (somatischen) Chromidien, einem der Protozoenkunde entlehnten Begriff, reklamiert. Ich hege gewisse Zweifel, ob die damit ausgesprochene Verwandtschaft mit dem Kernchromatin resp. die Herkunft von demselben so einfach hinzunehmen ist, glaube vielmehr, daß sich für einen großen Teil der von GOLDSCHMIDT hierher gerechneten Dinge der Beweis nicht wird erbringen lassen, den er ja auch selbst schuldig geblieben ist.

Jedenfalls ist allmählich durch die neueren Berichte die Tatsache festgestellt worden, daß Mitochondrien und deren Derivate kein ausschließliches Eigentum der Geschlechtszellen sind, wenn auch an den letzteren die ausführlichsten und vollständigsten Beobachtungen gemacht werden konnten (BENDA, MEVES, VAN DER STRICHT u. a.)

Die Pseudochromosomen meiner Amoebocyten zeigten auch eine ganz besondere Ähnlichkeit mit den echten Geschlechtszellchondromiten insofern, als ihr Verhalten bei der Karyokinese ein gleiches war.

Mit Rücksicht auf die Frage nach der Natur der Amoebocyten-Zentralkörper ist es mir aber sehr wertvoll, festzustellen, daß eine den Centrophormien etc. homologe Bildung, welche die Sphäre begrenzt, hier ohnedies schon vorhanden ist, wodurch eine etwaige Vergleichung des Gerüstwerkes der Zentralkörper mit den Centrophormien um so unwahrscheinlicher wird, da man doch zwei, noch dazu im Detail grundsätzlich verschieden ausgebildete und ineinandergeschachtelte Formationen der gleichen Kategorie nicht wird annehmen wollen.

Es ist mir im Verlaufe meiner Untersuchungen immer von neuem als höchst befremdlich erschienen, daß in den soviel untersuchten Coelomkörperchen der Lumbriciden bisher kaum etwas von den Zentren beschrieben worden ist, um so mehr, als die Dinge recht auffallend sind; ich habe die Literatur eifrig nach diesbezüglichen Angaben durchsucht, aber außer der zitierten Schilderung Rosas von den Eleocyten bei Allolobophora nichts gefunden. Auch nach meiner vorläufigen Mitteilung hat nur K. C. Schneider in seinem „Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere" von den Zentren der Regenwurmamoebocyten Notiz genommen, freilich ohne Abbildungen. Er beschreibt in den Phagocyten einen Diplochonder (= Diplosom), in den nicht phagocytären Lymphocyten ein Centrosom. Genauer wird auf die Verhältnisse nicht eingegangen.

Infolge dieser geringen Kenntnis von diesen Dingen könnte vielleicht der Gedanke auftauchen, daß bei einem so parasitenreichen Tiere, wie es der Regenwurm ist, auch die von mir beschriebenen Gebilde auf etwas Fremdes, etwa dem Protozoenreiche Angehöriges zu beziehen wären. Etwas derartiges ist nun auf keinen Fall möglich. Der histologische Charakter der Amoebocyten enthält eine solche Menge von für die Metazoenzellen typischen Erscheinungen (Sphärenbildung, Art der Karyokinese usw.), daß schon aus diesem Grunde kein Zweifel möglich wäre. Noch wichtiger aber scheint mir der Nachweis, daß in ganz minutiösen Eigenschaften der Amoebocyten sich die Eigenart des Tieres, dem sie angehören, offenbart. Dies ist z. B. gerade bezüglich der Zentren der Fall. Ich habe bei zwei früheren Gelegenheiten Zentren mit Sphären und Radien in den

Ganglienzellen des Cerebralganglions von demselben Tiere beschrieben und abgebildet, an dem ich meine vorliegenden Studien gemacht habe. Wer diese Abbildungen zur Hand nimmt, wird von der Übereinstimmung der Zentralgebilde in den Ganglienzellen und den Amoebocyten sicher überzeugt werden, und damit ist auch das stärkste Argument für die Zugehörigkeit der Amoebocyten zu dem Wurme gegeben. Denn daß ein Tier in seinen Körperzellen gleichgeartete Zentralgebilde besitze, wie ein in seinem Körper vorkommender Parasit, wird wohl als die bei weitem unwahrscheinlichere Annahme zu gelten haben. Auch die offenbar aktive Tätigkeit der Amoebocyten (Einkapselung von Nematoden) spricht für ihre Zugehörigkeit zum Wurme.

ANHANG.

Einiges über das Schicksal der Chloragogenzellen.

Die dieser Abhandlung zugrunde liegenden Untersuchungen haben selbstverständlich eine Anzahl Nebenbefunde ergeben, die jedoch hier, wo ich andere Ziele verfolge, unerwähnt bleiben sollen. Nur auf einen, weil er in einer gewissen Beziehung zu den Amoebocyten (wenigstens in der Literatur) steht, sei hier kurz hingewiesen.

Mehrfache Angaben der älteren Literatur nehmen eine gewisse genetische Beziehung zwischen Amoebocyten und Chloragogenzellen an (u. a. Kükenthal, Cuénot) Schon Rosa hat mehrfach darauf hingewiesen, daß derartige Annahmen unrichtig seien. Meine eigenen gelegentlichen Erfahrungen lassen eine genetische Beziehung zwischen den beiden Zellarten vollkommen ausgeschlossen erscheinen; ich sage dies, trotzdem ich über die wirkliche Herkunft der Amoebocyten keine genauere Angabe machen kann. Daß ich trotzdem auf dem erwähnten negativen Standpunkt verharre, hat seinen Grund darin, daß ich erstens keinerlei Zustände kennen gelernt habe, die auch nur einigermaßen eine Verknüpfung zwischen Amoebocyten und Chloragogenzellen darstellen könnten, andrerseits aber, weil es mir gelungen ist, wenigstens einen Teil des Lebensweges der Chloragogenzellen ohne große Mühe gleichfalls aus den Präparaten des dieser Untersuchung dienenden Materials zu erschließen. Zwischen den massenhaften Amoebocyten, die das Coelom bevölkern, finden sich ziemlich häufig größere Gebilde, die man nur bei oberflächlicher Betrachtung und bei schwacher Ver-

größerung vielleicht mit den Riesenamoebocyten verwechseln könnte (Fig. 36, 37, 44 bis 53). Diese Gebilde zeigen verschiedene Gestalt und Struktur und ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich nach den betreffenden Merkmalen eine Entwicklungsreihe konstruiere, die ich ihrem vermutlichen Ablaufe nach hier beschreiben will.

Ab und zu findet man größere Packete von abgelösten Chloragogenzellen, die ganz und gar mit den noch in situ befindlichen Zellen dieser Art übereinstimmen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß durch die Bewegungen des Tieres selbst die großen, gefüllten Säcken gleichenden Zellen von ihrer Unterlage losgerissen werden. Diese abgelösten Zellen enthalten in ihrem Innern noch jene dichtgedrängten großen granulären Gebilde, die man als Chloragogenkörnchen seit langem kennt und die häufig eine konzentrische Zusammensetzung aus mindestens zwei Schichten erkennen lassen (Fig. 34, 54). Die Körnchen erscheinen, wenn sie nicht irgendwie besonders tingiert wurden, in einem ihrer Naturfarbe nahestehenden gelbbräunlichen Ton und zeigen eine äußerst geringe Affinität zum Eisenhämatoxylinlack, den sie während der Differenzierung, falls sie ihn überhaupt angenommen hatten, rasch abgeben, lange bevor die Differenzierung der übrigen Gewebe einen brauchbaren Grad erreicht hat.

Von den abgelösten und meist recht unregelmäßig gestalteten Chloragogenfetzen zu jenen Formen, wie sie Fig. 36, zeigt sind allmähliche Übergänge festzustellen. Die wesentlichen Veränderungen, die da vor sich gegangen sind, sind folgende. Der Zellklumpen nimmt eine abgerundete, außen glattbegrenzte Gestalt an, indem sich die Zellen gleichsam nach Art einer Blastula formieren. Es ist dies offenbar eine ähnliche Erscheinung, wie wir sie häufig an abgelösten Epithelballen, die in Flüssigkeiten flottieren, sehen, und wie sie z. B. v. Schumacher durch Einbringen von Flimmerepithel in die Lymphsäcke des Frosches künstlich erzeugt und als „Flimmerkörperchen" bezeichnet hat. Die dem normalen Stoffwechsel durch Abreißen von ihrer gefäßreichen Unterlage entrissenen Zellen machen einen Prozeß durch, von dem man vielleicht die Reihe der Nekrobiosen zählen kann. In Fig. 36 sieht man in dem Zellballen die Grenzen der einzelnen Zellindividuen noch deutlich erhalten. Nach innen zu setzen sich die Zellen in dünne Plasmastränge fort, welche sich netzartig verbinden. Der von mir vermutungsweise als nekrobiobisch bezeichnete Prozeß äußert sich in mehrfacher Hinsicht: Die typischen Chloragogenkörnchen verschwinden, an ihre Stelle treten kleinere, mit Eisen-

hämatoxylin grau bis schwarz färbbare, kugelrunde Gebilde von geringerer Größe (Fig. 55). Fig. 35 zeigt eine einzelne Zelle aus einem solchen Ballen in stärkerer Vergrößerung, links befinden sich die gegen das Innere des Ballens gewendeten Plasmastränge. Die Zelle zeigt nur in der Mitte ihrer Plasmamasse noch ein unverändertes Chloragogenkorn, im übrigen sind es lauter kleinere, grau bis schwarz gefärbte Gebilde, die die Zelle, und zwar in lockerer Weise, erfüllen, als dies die Chloragogenkörner getan hatten (zudem scheinen die Zellen an absoluter Größe abzunehmen). Die lichter gefärbten Körperchen zeigen häufig eine dunkler gefärbte Rinde; es kann dies kein Färbungsartefakt (Spiegelfärbung) sein, denn da müßte die Rinde heller (stärker entfärbt) erscheinen, vielmehr dürfte die Erscheinung auf eine gewisse Verdichtung der peripheren Masse zurückzuführen sein. Alles spricht dafür, daß die neuen Granula durch direkte, mit Verkleinerung und Verdichtung einhergehende Umwandlung der Chloragogenkörnchen entstehen, und da auch die Zelle kleiner wird, ist wohl Flüssigkeitsabgabe als Grund anzunehmen. Der weitere Verlauf ist ungemein charakteristisch. Die Zellgrenzen verschwinden, im Innern des Ballens zwischen den protoplasmatischen Strängen entstehen immer größere, miteinander konfluierende Hohlräume (weitere Flüssigkeitsabgabe von seiten der Zellen?), die Granula werden immer kleiner, vielleicht auch durch Zerfall zahlreicher (Fig. 56; man beachte die Größendifferenz gegenüber den anfänglichen Chloragogenkörnchen. Die drei Figuren 54, 55 und 56 sind bei derselben, sehr starken Vergrößerung — Zeiss, Apochr. hom. Imm. 2 *mm* Comp. Oc. 18 — gezeichnet). Auf solche Weise entstehen rundliche Syncytien (Fig. 37, 44 bis 53). Diese enthalten einen oft in Aussackungen ausgezogenen und von dünnen Plasmasträngen durchzogenen Hohlraum, auch treten im Plasma, das den Haupthohlraum begrenzt, gesonderte Vakuolen auf. Die Fig. 44 bis 53 stellen eine vollständige Serie durch ein solches Syncytium dar, an der man alle Verhältnisse ohne weiters überblickt. Diese Syncytien finden sich dem zelligen Coelominhalt in beträchtlicher Menge beigemischt, vor allem viel häufiger, als die erstgeschilderten Zustände, was ich damit erklären möchte, daß sie in diesem Stadium längere Zeit verharren, bis sie auf irgend welche Weise zu Grunde gehen. Daß sie eine anderweitige Verwendung finden oder daß sie sich gar in Amoebocyten umwandeln sollten, halte ich für ganz ausgeschlossen. Betreffs der von Cuénot gegebenen Abbildungen eines Plasmodiums, gebildet von mit Chloragogenkörnchen angefüllten Amoebocyten, möchte ich vermuten, daß es sich um einen

jener Zustände von umgewandelten Chloragogenzellen handelt, die uns hier beschäftigen. Auch dürfte überhaupt vieles von den Angaben betreffend phagocytäre Aufnahme von Chloragogenkörnchen durch Amoebocyten in dieser Art zu erklären sein. Daß tatsächlich Amoebocyten Chloragogenkörnchen aufnehmen, will ich generaliter nicht bestreiten, ich habe es ja selbst, wenn auch nicht in großem Maßstabe beobachtet.

Ich gebe zu, daß die hier anhangsweise zugesetzte Darstellung lückenhaft und unvollständig ist, aber da ich in der nächsten Zeit keine Gelegenheit haben werde, der Sache weiter nachzugehen, wollte ich die so auffallenden Bilder nicht unerwähnt lassen.

Wien, im Juli 1908.

Literaturverzeichnis.

Betreffs ausführlicherer Übersicht, namentlich der älteren und von mir nicht ausdrücklich herangezogenen Literatur sei auf die Zusammenfassungen von Heidenhain, Boveri, Meves, Gurwitsch, Wilson u. a. verwiesen.

Ballowitz E., Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären. Arch. f. mikr. Anat., LVI. Bd., 1900.

Benda C., Die Mitochondria. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, XII. Bd., 1907.

Boveri C., Zellstudien. IV. Über die Natur der Centrosomen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, XXXV. Bd., 1901.

Bürger O., Über Attraktionssphären in den Zellen einer Leibesflüssigkeit. Anatom. Anzeiger, VI. Bd., 1891.

Cuénot L., Études sur le sang et les glandules lymphatiques dans la série animale. Arch. zool. exp. (2), T. IX, 1891.

Cuénot L., Études physiologiques sur les Oligochètes. Arch. de Biol., T. XV, 1897.

Gurwitsch A., Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.

Heidenhain M., Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und zum Zellprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat., XLIII. Bd., 1894.

Heidenhain M., Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Anatom. Anzeiger, XVIII. Bd., 1900.

Heidenhain M., Plasma und Zelle. I. Abt., I. Lief., Jena 1907.

Hertwig O., Allgemeine Biologie (II. Aufl. von Zelle und Gewebe). Jena 1906.

Joseph H., Bemerkung zum Bau der Nervenzelle. Sitzungsbericht des deutschen naturw. u. med. Ver. f. Böhmen „Lotos", N. F., XVIII. Bd., 1898.

Joseph H., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Centrosoma. Verh. d. morph.-physiol. Gesellsch. zu Wien, Jahrg. 1900—1901, Physiol. Zentralbl., 1901.

Joseph H., Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems, nebst Erörterungen über deren histogenetische und phylogenetische Deutung. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Station in Triest, XIII. Bd., 1902.

Joseph H., Beiträge zur Flimmerzellen- und Centrosomenfrage. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Station in Triest, XIV. Bd., 1902.

v. Korff K., Weitere Beobachtungen über das Vorkommen V-förmiger Zentralkörper. Anatom. Anzeiger, XIX. Bd., 1901.

v. Kostanecki K. u. Siedlecki M., Über das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat., XLVII. Bd., 1896.

Kükenthal, Über die lymphatischen Zellen der Anneliden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, XVIII. Bd., 1885.

Meves Fr., Über die sogenannten wurmförmigen Samenfäden von Paludina und ihre Entwicklung. Verh. d. anatom. Gesellsch., 1901.

Meves Fr., Über die Frage, ob die Centrosomen Boveris als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. Verh. d. anatom. Gesellsch., 1902.

Meves Fr., Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat., LXI. Bd., 1902.

Meves Fr., Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz., XXXI. Bd., 1907.

Meves Fr., Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. Anat. Anz., XXXI. Bd., 1907.

Nirenstein E., Über den Ursprung und die Entwicklung der Giftdrüsen von Salamandra maculosa nebst einem Beitrage zur Morphologie des Sekretes. Arch. f. mikr. Anat., LXXII. Bd., 1908.

Rosa D., I linfociti degli Oligocheti. Ricerche istologiche. Mem. Accad. Sc. Torino, (2), T. LXVI, 1896.

Rosa D., I pretesi rapporti genetici tra i linfociti ed il cloragozeno. Atti Accad. Torino, Vol. XXXIII., 1898.

Rosa D., Il cloragogo tipico degli Oligocheti. Mem. Accad. Soc. Torino, (2), T. LII, 1903.

Schneider K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

Schneider K. C., Histologisches Praktikum der Tiere. Für Studenten und Forscher. Jena 1908.

Schockaert R., L'ovogenese chez le Thysanozoon Brocchii. La cellule, T. XVIII u. XX, 1901 u. 1902.

Schreiner A. u. K. E., Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. Arch. de Biologie, T. XXI, 1904.

v. Schumacher S., Zur Biologie des Flimmerepithels. Sitzungsber. Akad. d. Wissensch. Wien, Math.-nat. Kl., CX. Bd., III. Abt., 1901.

Van der Stricht O., La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'oenf de Thysanozoon Brocchi. Arch. de Biologie, T. XV, 1898.

Vejdovský F. u. Mrázek A., Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Nach Untersuchung am Rhynchelmisei. Arch. f. mikr. Anat., LXIII. Bd., 1903.

Wilson E. B., The cell in development and inheritance. II. Edition, London 1906.

Zimmermann K. W., Studien über Pigmentzellen. Arch. f. mikr. Anat. XLI. Bd., 1894.

Tafelerklärung.

Sämtliche Zeichnungen sind mit der Abbeschen Kamera in der Höhe des Arbeitstisches entworfen. Hieraus ergeben sich für die einzelnen Linsenkombinationen folgende ungefähre Vergrößerungszahlen:

Zeiß,	Apochromat hom. Imm.	2 *mm*	Ap. 1·40,	Kompensationsokular	18—4200 ×
„	„ „ „	2 *mm*	„ 1·40,	„	12—2800 ×
„	„ „ „	2 *mm*	„ 1·40,	„	8—1870 ×
„	„ „ „	2 *mm*	„ 1·40,	„	6—1400 ×
„	„ 4 *mm*			„	6— 700 ×

Die Photogramme wurden mittelst der Horizontal-Vertikalkamera von Zeiß ausgefertigt bei vollem Balgauszug, die Linsenkombinationen und Vergrößerungen sind folgende:

Zeiß, Apochromat hom. Imm. 2 *mm* Ap. 1·40, Projektionsokular 2—1000 ×
„ „ „ „ 2 *mm* „ 1·40, Kompensationsokular 4—2000 ×

Sämtliche Objekte sind in Sublimat-Kochsalzlösung konserviert und mit Heidenhains Eisenhämatoxylin gefärbt.

Tafel I.

Fig. 1. Einkerniger Amoebocyt mit großer ungeschichteter Sphäre aus dem Coelom. 1400 ×.
Fig. 2. Desgleichen mit Körnchenkranz an der Sphärenoberfläche. 1400 ×.
Fig. 3. Schnitt aus einem fünfkernigen Amoebocyten mit sechseckiger Sphärenmarkschicht. Rindenschicht nicht erkennbar. 1400 ×.
Fig. 4. Amoebocyt aus der Typhlosolis. 1400 ×.
Fig. 5. Desgleichen, stärker differenziert, Kern nicht getroffen (vgl. auch Photogramm Fig. 98). 1400 ×.
Fig. 6. Einkerniger Amoebocyt mit sehr deutlicher Gerüststruktur des Centriols. 1400 ×.
Fig. 7. Amoebocyt mit geschichteter Sphäre und Pseudochromosomenhülle um dieselbe. 1400 ×.
Fig. 8. Amoebocyt mit körnchenfreien Pseudopodien, Kern nicht getroffen. Centriol mit schönem Gerüst. 1400 ×.
Fig. 9. Vermutlich ganz jugendlicher Amoebocyt mit reichlichen Körnchen. Zentralgebilde nicht nachweisbar. 1400 ×.
Fig. 10. Jugendlicher Amoebocyt mit Körnchenkranz um die Sphäre und einer Vakuole. Daran hängend ein Bakteroid. 1400 ×.
Fig. 11. Desgleichen, doch ohne deutlichen Körnchenkranz. 1400 ×.
Fig. 12. Schnitt aus einem mindestens vierkernigen Amoebocyten mit außerordentlich großem Centriol und radiär gebauter Sphärenmarkschicht (vgl. Photogramm Fig. 99). 1870 ×.
Fig. 13. Amoebocyt mit unregelmäßig gestaltetem Centriol, kein Kern getroffen, um die Sphäre ein Korb von Pseudochromosomen, die auch ins periphere Plasma ausstrahlen. Breite Sphärenmarkschicht von unregelmäßigem Kontur. 1400 ×.
Fig. 14. Amoebocyt mit schlanken Pseudopodien und stark ausgebildeten Pseudochromosomen. 1400 ×.
Fig. 15. Amoebocyt mit nur auf die Sphärenperipherie beschränkten Pseudochromosomen, schmale Sphärenmarkschicht, großes Centriol. Im Plasma ein Bakteroid. 1400 ×.
Fig. 16. Kleiner Amoebocyt mit reichlichen Pseudochromosomen. 1400 ×.
Fig. 17. Kleiner Amoebocyt mit sehr unregelmäßig verteilten Pseudochromosomen. 1400 ×.
Fig. 18. Amoebocyt des kleinen spinnenähnlichen Typus. 1400 ×.
Fig. 19. Desgleichen. 1400 ×.
Fig. 20. Großer zweikerniger Amoebocyt mit außerordentlich reichlichen Pseudochromosomen (vgl. auch Photogramm Fig. 87). 1400 ×.
Fig. 21, 22, 23, 24. Einzelne stark vergrößerte Centriolen aus größeren Amoebocyten. 2800 ×.
Fig. 25, 26, 27. Knospende Centriolen (Zweiteilung). 2800 ×.

Fig. 28, 29, 30. Einzelne stark vergrößerte Centriolen aus kleineren Amoebocytenformen. 2800 ×.

Fig. 31. Knospendes Centriol (Dreiteilung). 2800 ×.

Fig. 32. Größtes beobachtetes Centriol, ähnlich dem in Fig. 12. 2800 ×.

Fig. 33. Dreiteiliges „Mikrocentrum". 2800 ×.

Fig. 34. Eine normale Chloragogenzelle. 1400 ×.

Fig. 35. Eine Zelle aus einem abgelösten und bereits veränderten Chloragogenzellhaufen. 1400 ×.

Fig. 36. Ein schwächer vergrößerter solcher Haufen mit noch deutlich erkennbaren Zellgrenzen. 700 ×.

Fig. 37. Ein „Syncytium". 1400 ×.

Fig. 38 bis 43. Schnittserie durch einen Amoebocyten mit dreiteiligem Mikrozentrum, in Auflösung begriffener Sphäre und einem abknospenden kleinen Amoebocyten. 1400 ×.

Fig. 44 bis 53. Ein kleines Syncytium, Schnittserie. 700 ×.

Fig. 54. Normale Chloragogengranula. 4200 ×.

Fig. 55. Mittleres Stadium der Veränderung der Chloragogengranula, entsprechend Fig. 35, 36. 4200 ×.

Fig. 56. Endstadium der Granulaveränderung, entsprechend Fig. 37. 4200 ×.

Tafel II.

Fig. 57. Knäuelstadium eines kleinen Amoebocyten, beginnende Teilung des Centriols, große Vakuole. 1400 ×.

Fig. 58. Beginnende Auflösung des Kernes. Pseudochromosomen. 1400 ×.

Fig. 59. Übergang zum Asterstadium. Vakuole. Centriol an jedem Pole scheinbar einfach, noch groß, keine Pseudochromosomen. 1400 ×.

Fig. 60 und 61. Zwei Schnitte quer durch eine Teilungsfigur. Chromatische Figur mit Längsspaltung. Centriol verdoppelt, bereits verkleinert. Vakuolen, Pseudochromosomen. 1400 ×.

Fig. 62, 63, 64, 65, 66. Muttersternstadien mit doppelten Centriolen an den Polen, Vakuolen, Pseudochromosomen in verschiedenen Mengen. Fig. 63 und 64 gehören derselben Zelle an. 1400 ×.

Fig. 67, 68. Tochtersternstadien, Vakuolen, Pseudochromosomen. 1400 ×.

Fig. 69, 70, 71. Endstadien der Mitose. Anlagerung der Pseudochromosomen an die Verbindungsfäden, Zwischenkörperchen, Vakuolen. Fig. 65 und 70 identisch mit Photogramm Fig. 90 und 91. 1400 ×.

Fig. 72 und 73. Schnitte aus einem achtkernigen Amoebocyten mit einem in Zweiteilung begriffenen Centriol (vgl. Photogramm Fig. 86). 1400 ×.

Fig. 74. Amoebocyt mit knospendem Centriol und spärlichen Pseudochromosomen. 1400 ×.

Fig. 75. Größerer Amoebocyt mit vier getrennten Centriolen (nur drei in dem abgebildeten Schnitte enthalten). 1400 ×.

Fig. 76. Zweikerniger kleiner Amoebocyt mit zwei getrennten Centriolen in gemeinsamer Sphäre. 1400 ×.

Fig. 77. Schnitt aus einem zehnkernigen Amoebocyten mit zahlreichen Fremdkörpern und drei getrennten Centriolen (zwei davon sichtbar) in gemeinsamer Sphäre. 1400 ×.

Fig. 78. Amoebocyt mit doppeltem Centriol, diskontinuierlicher Sphärenmarkschicht und stark entwickelten Pseudochromosomen. 1400 ×.

Fig. 79. Mindestens siebenkerniger Amoebocyt mit knospendem Centriol. 1400 ×.
Fig. 80. Kleiner Amoebocyt mit zwei ganz getrennten Centriolen, eines mit, eines ohne Sphärenmarkschicht, Pseudochromosomen. 1400 ×.

Tafel III.

Fig. 81. Einkerniger Amoebocyt mit großem Centriol, Sphärenmarkschicht und zahlreichen Pseudopodien. 1000 ×.
Fig. 82. Amoebocyt, Kern nicht getroffen, Sphäre und Radien. 1000 ×.
Fig. 83. Einkerniger kleiner Amoebocyt. 1000 ×.
Fig. 84. Amoebocyt aus der Typhlosolis, dem Chloragogen aufsitzend. 1000 ×.
Fig. 85. Ein Amoebocyt mit dreilappigem Centriol. Kein Kern getroffen 1000 ×.
Fig. 86. Links der Amoebocyt der Fig. 72 und 73, Taf. II (man beachte die in Fig. 72 nicht zum Ausdruck gekommene unregelmäßige Form der einen Centriolhälfte), rechts ein Amoebocyt mit einfachem Centriol.
Fig. 87. Entspricht Fig. 20, Tafel I. 1000 ×.
Fig. 88. Riesenzelle mit zahlreichen Kernen und Centriolen, davon eine Anzahl in Teilung (entspricht der Textfigur 28). 1000 ×.
Fig. 89. Amoebocyt mit deutlicher Gerüststruktur im Centriol. Kein Kern getroffen. 1000 ×.
Fig. 90 und 91 (entsprechen Fig. 65 und 70, Tafel II). 1000 ×.
Fig. 92. Amoebocyt mit zahlreichen Pseudochromosomen, welche die Sphäre deutlich markieren. Kern nicht getroffen, Centriol unscharf eingestellt. 1000 ×.
Fig. 93. Desgleichen. Kern und Centriol sichtbar. 1000 ×.
Fig. 94. Desgleichen, doch weniger Pseudochromosomen. 1000 ×.
Fig. 95. Spinnenähnliche kleine Amoebocyten. 1000 ×.
Fig. 96. Einkerniger Amoebocyt mit deutlichem Gerüst im Centriol. 2000 ×.
Fig. 97. Sektor aus einem Amoebocyten mit einem in Knospung befindlichen Centriol. 2000 ×.
Fig. 98. Identisch mit Fig. 5, Tafel I. 2000 ×.
Fig. 99. Ausschnitt aus dem Amoebocyten der Fig. 12, nur ein Kern scharf eingestellt. 2000 ×.

Die Entstehung der Knospe bei Hydra.

Von **Jovan Hadži**, Agram (Zagreb).

(Mit zwei Tafeln.)

Die Frage nach der Entstehung der Knospe bei *Hydra* wird allgemein als gelöst angesehen. Wir verstehen unter dieser Frage das genetische Verhältnis der beiden Körperschichten der Knospe zu jenen des Muttertieres. Der Satz, daß bei *Hydra* geradeso wie bei allen übrigen Hydroidpolypen die Knospe nichts weiter ist, als eine Ausstülpung der beiden Körperschichten des Muttertieres, ist allgemein verbreitet und wird auch gelehrt. Das Ektoderm der Knospe entsteht aus dem Ektoderm des Muttertieres und dasselbe gilt für das Entoderm.

In der neueren Literatur findet man nur eine Angabe, die der herrschenden Meinung widerspricht, und dieser hat man keinen Glauben geschenkt. Es ist dies die Arbeit von Lang (14), mit einem Vorworte von Weismann versehen.

Auf ganz theoretischem Wege (Verteilung des Idioplasmas im Körper der Hydroiden) kam Weismann zu dem Postulate, daß die Knospen nur aus dem Ektoderm des Muttertieres entstehen dürfen (ebenso wie das Weismann für Geschlechtszellen forderte). Lang hat dies auch durch Untersuchung bestätigt. Für einige Hydroidformen (*Hydra*, *Eudendrium* und *Plumularia*) beschrieb Lang die Knospung kurz folgendermaßen: Nur das Ektoderm gibt das Material für die Bildung der Knospe ab, das Entoderm des Muttertieres ist dabei gar nicht beteiligt. Die Darmhöhle der Knospe gelangt zur Kommunikation mit jener des Muttertieres durch eine Dehiszenz der Stützlamelle und des mütterlichen Entoderms. Die der Arbeit beigelegten Abbildungen waren sehr wenig überzeugend.

Es hat nicht an Widerspruch gefehlt. Gleich danach trat Braem (1) gegen die Arbeit von Lang auf. Auf Grund eigener Untersuchung und einer scharfen Kritik der Arbeit Langs verwarf Braem die von Lang geschilderte Entstehungsweise der Knospen

der Hydropolypen und stellte die alte Auffassung wieder in ihre Rechte. Braem sah nie die Stützlamelle schwinden und auch das Entoderm des Muttertieres wird nicht, nach ihm, an der Stelle, wo die Knospe entsteht, resorbiert. Zwischen den beiden Körperschichten der Knospe und des Muttertieres besteht fortwährend eine vollkommene Kontinuität. Es soll bemerkt werden, daß Braem nur ganz rohe Textabbildungen als Belege bringt.

Etwas später hat Seeliger (17) für *Eudendrium* und *Obelia* in Übereinstimmung mit Braem gezeigt, daß die Knospe nur eine Ausstülpung beider Körperschichten ist, und nimmt dasselbe auch für *Hydra* an.

Die Auffassung Langs ist ganz allgemein fallen gelassen worden, wie man aus Zusammenfassungen (Chun in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches) und Lehrbüchern (Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie, Hertwig etc.) sehen kann.

Durch meine Befunde an *Hydra* bin ich aber genötigt, die Knospung bei *Hydra* (ich bemerke wohl: nur bei *Hydra*) anders aufzufassen, als es allgemein geschieht, auch anders als es Lang getan. Im folgenden werde ich das über die Entstehung der Knospe bei *Hydra* an Schnitten Gesehene rekonstruieren und noch andere Beobachtungen, insbesondere über die sogenannten indifferenten Zellen, die dabei eine große Rolle spielen, daran anknüpfen. Im allgemeinen Teile wird die Bedeutung der Befunde zur Besprechung kommen.

Spezieller Teil.

Als Untersuchungsobjekt diente die gewöhnliche braune *Hydra (Hydra fusca L.)*. Es unterliegt kaum einem Zweifel, daß sich auch die übrigen Hydraarten, was die Entstehungsart der Knospe anbelangt, gleich der braunen *Hydra* verhalten. Die braune *Hydra* hat insbesondere gegenüber der grünen *Hydra* den Vorteil, daß ihre Zellelemente verhältnismäßig groß sind, was bei der hier zu behandelnden Frage von Wichtigkeit ist. Noch ein anderer Umstand läßt die braune *Hydra* für unsere Untersuchungszwecke günstiger erscheinen, nämlich der, daß bei der braunen *Hydra* gewöhnlich 2 bis 3 Knospen verschiedenen Alters auf einmal anzutreffen sind. Nachdem die Stellung der nacheinander sich entwickelnden Knospen eine regelmäßige ist, kann man auf Grund dessen die jüngsten Stadien der Knospenentstehung leicht auffinden.

Die Tiere wurden in halb kontrahiertem Zustande mit Sublimat-eisessig fixiert und in Schnittserien zerlegt. Als zweckmäßigste

Färbung hat sich jene Heidenhains mit Eisenhämatoxylin erwiesen. Bei entsprechender Differenzierung mit Eisenalaunlösung bleiben die sogenannten indifferenten Zellen tief gefärbt, die Muskelepithelzellen hingegen werden hell, dadurch werden auch die Grenzen der beiden Zellgattungen leicht sichtbar. Es wurde nur an Längsschnittserien untersucht. Alle Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat (Abbe) angelegt.

Es wird von Vorteil sein, der Darstellung der Entstehungsweise der Knospe eine kurzgefaßte Beschreibung der Histologie der Knospungszone vorauszuschicken.

Das Ektoderm besteht aus großen euepithelialen Muskelepithelzellen, die auf der freien Fläche eng aneinander schließen, sonst aber ein kompliziertes Lückensystem zwischen sich lassen. Darin finden Platz die zahlreichen tekti- und basiepithelialen Zellelemente. Es sind dies die Nesselzellen (in der Knospungszone nicht sehr häufig), Nesselbildungszellen, Nervenzellen, Nervensinneszellen und die indifferenten Zellen. Die letzten sind in großer Menge vorhanden und werden oft in Teilung getroffen. Die indifferenten Zellen sind die nicht differenzierten embryonalen Bestandteile der Körperschichte nach außen von der Stützlamelle und bilden das eigentliche interstitielle Zellager.

Im Entoderm finden wir, abgesehen von den selten vorkommenden basiepithelialen Elementen, in der Knospungszone nur Nährmuskelzellen und die tektiepithelialen Eiweißdrüsenzellen. Beide Zellarten sind hoch differenziert.

Das erste Zeichen einer beginnenden Knospenbildung tritt im Ektoderm auf (Taf. I, Fig. 1). Es ist die reichliche Anhäufung der indifferenten Zellen, die sich durch lebhafte Teilungen vermehren. Geradeso fängt nach Chun (6) die Knospenbildung bei den Margeliden an. Im Gegensatz dazu finden wir bei den bis jetzt untersuchten Seehydroiden (ich selbst habe es an Schnitten von *Syncoryne* beobachtet), daß die Knospungsstelle am Epithel selbst zu erkennen ist: die Epithelzellen sind plasmareich und dicht gedrängt, sie vermehren sich durch Teilung, die indifferenten Zellen spielen keine Rolle.

Die Knospenbildungsstelle ist auch dadurch ausgezeichnet, daß sich da, und zwar mehr an der Peripherie, nur wenige Nesselbildungszellen vorfinden. Unter den indifferenten Zellen sieht man solche von verschiedener Größe. Ein Schwinden der Muskelfasern (also eine

Rückbildung der Muskelepithelzellen) ist nicht beobachtet worden; ebensowenig sind Teilungen der Muskelepithelzellen in den ersten Stadien der Knospenentwicklung zur Beobachtung gelangt.

Das Entoderm zeigt gar keine Veränderung. Auch hier ist weder eine Teilung noch eine Rückbildung beobachtet worden. Auch die Stützlamelle zeigt keine Veränderung.

Ein etwas späteres Entwicklungsstadium, wo die Knospungsstelle auch schon äußerlich durch eine leichte Ausbuchtung kenntlich geworden ist, zeigt folgendes:

Im Ektoderm sind die großen, leicht kenntlichen Kerne der Muskelepithelzellen im Ruhezustand geblieben (die Grenzen der Muskelepithelzellen sind nicht gut sichtbar). Zwischen solchen Kernen findet man kleinere intensiver sich färbende Kerne, die auch von tiefer gefärbtem Plasma umgeben sind (Taf. II, Fig. 2). Bei genauer Prüfung mehrerer Schnitte einer Serie kommt man zur Überzeugung, daß diese neuen Epithelzellen aus indifferenten Zellen entstanden sind und daß sich dadurch die Oberfläche des Epithels vergrößert hat (als Folge tritt die Ausbuchtung nach außen auf, die Stützlamelle macht die Ausbuchtung natürlich mit).

Man sieht schon größer gewordene indifferente Zellen, wie sie sich gegen die Oberfläche zu förmlich drängen, einige sind schon zur Oberfläche gelangt und sind noch immer deutlich als indifferente Zellen zu erkennen (Taf. II, Fig. 2, 6, 8). Alle Übergänge von rein basiepithelialen indifferenten Zellen bis zu jungen Epithelzellen, vorläufig ohne Muskelfasern, sind zu beobachten. Durch ihre starke Vermehrung drängen die indifferenten Zellen die alten Muskelepithelzellen auseinander und keilen sich zwischen dieselben ein; einige erreichen auch die Oberfläche und werden selbst zu Epithelzellen. So möchte ich mir den Vorgang aus dem Gesehenen rekonstruieren.

Diese sozusagen Intussuszeption von indifferenten Zellen geschieht nicht nur in der Mitte der Knospenanlage (an der „Vegetationsspitze"), sondern im ganzen Umfange derselben. In den ersten Entwicklungsstadien geht das Einkeilen neuer Zellen in das Epithel allerdings in der Mitte am häufigsten vor sich, wie denn überhaupt in erster Zeit die meisten indifferenten Zellen sich in der Mitte der Knospenanlage befinden, einen ganzen Haufen bildend; später verteilen sie sich mehr auf die ganze Knospenanlage.

Wenden wir uns jetzt der Betrachtung des Entoderms zu. Vorher soll bemerkt werden, daß die Stützlamelle wie zuvor vorhanden ist. Alsbald treten auch im Entoderm Veränderungen

auf; man sucht aber vergeblich nach Teilungsfiguren, wenigstens in den ersten Entwicklungsstadien der Knospenbildung. Das Epithel gewinnt merklich an Fläche. An gelungenen Präparaten wird man bald ins reine kommen, wieso es dazu kommt.

Die früher im Entoderm so seltenen indifferenten Zellen werden jetzt am Knospungsterritorium viel häufiger angetroffen. Sie sind aber nicht durch Vermehrung einzelner von früher her im Entoderm vorhandener indifferenter Zellen entstanden. Eine Teilung der indifferenten Zellen findet man im Entoderm zunächst nicht. Die indifferenten Zellen wandern vielmehr aus dem Ektoderm, die Stützlamelle durchbohrend (Taf. I, Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6), gleich den Geschlechtszellen vieler Seehydroiden und den Nesselzellen bei *Tubularia*, in das Entoderm. Da ja verhältnismäßig viele Zellen hinüberwandern, sind verschiedene Momentbilder dieser Wanderung nicht selten zu sehen. Es sind da Bilder, wie zum Beispiel eine indifferente Zelle, die noch außerhalb der Stützlamelle liegt, gerade einen pseudopodienartigen Fortsatz in dieselbe vorgestreckt hatte, dann solche, in welchen der Kernteil der indifferenten Zelle in der Stützlamelle selbst steckt, endlich solche, wo der Kern und der größte Teil des Zellleibes schon innen von der Stützlamelle gelegen sind, ohne weiteres aufzufinden (Taf. I, Fig. 1, 3, 4, 5, 6).

Ich schließe, weil es direkt intra vitam zu beobachten kaum möglich sein dürfte, aus den gesehenen Bildern, daß es eine rein aktive Bewegung ist, durch welche die indifferenten Zellen aus dem Ekto- in das Entoderm gelangen, geradeso wie es bei den wandernden Nesselzellen sein dürfte.

Was das Wachstum des Entodermepithels anbelangt, sind hier dieselben Vorgänge wie im Ektoderm der Knospe zu beobachten. Die eingewanderten indifferenten Zellen wachsen heran und haben eine Stellung mit ihrem Längsdurchmesser senkrecht zur Stützlamelle eingenommen (Taf. I, Fig. 2, 6). Sie drängen sich dabei zwischen die alten Nährmuskelzellen hinein und werden selbst zu solchen.

Die Kerne solcher junger Epithelzellen bleiben zunächst einige Zeit kleiner als es jene der alten Nährmuskelzellen sind, wodurch sie auch später, solange sie nicht die Größe jener der alten Nährmuskelzellen erreicht haben, zu erkennen sind. An der Basis der Knospe (am Übergang vom Knospenepithel in jenes des Muttertieres) sieht man dann zwischen den alten heller gefärbten größeren Kernen kleinere, dunklere, neue Kerne. Auch das Plasma der neuen Epithelzellen ist zunächst dunkler gefärbt und solider als jenes der alten Nährmuskelzellen. Bald treten aber im Plasma Nahrungsballen

(Eiweißkügelchen, Fett) auf und es bietet sich dann so ziemlich dasselbe Bild, wie bei dem Plasma alter mütterlicher Zellen (Taf. I, Fig. 6). Neue Drüsenzellen treten in den jüngsten Stadien noch nicht auf.

Durch Einwandern der indifferenten Zellen aus dem Ektoderm vergrößert das Entodermepithel seine Oberfläche und kann die Ausbuchtung mitmachen. Als aktives Element bei dieser Ausbuchtung wirken nur die ursprünglich im basalen Gebiet des Ektoderms (dem interstitiellen Zellager) liegenden indifferenten Zellen. Den Anfang macht das Ektoderm. Es scheint uns wahrscheinlich zu sein, daß auch bei weiterer Ausbuchtung beider Körperschichten das Ektoderm die führende Rolle spielt, es bilden sich in beiden Epithelien Zug- beziehungsweise Druckverhältnisse, die dann durch das Nachwachsen des Entoderms ausgeglichen werden. (Im Ektoderm hauptsächlich Druck, im Entoderm Zug, die grobe Struktur des Plasmas würde dafür sprechen. Doch das nur nebenbei.)

Als Fazit der Beobachtungen an jungen Knospenanlagen von *Hydra* wäre hervorzuheben: Die Hauptrolle spielen die zuerst im Ektoderm (richtiger: interstitiellen Zellager) befindlichen indifferenten Zellen. Durch die Aktivität derselben kommt die Knospe zustande. Das ektodermale und entodermale Epithel des Muttertieres wird an der Knospungsstelle durch indifferente Zellen, die sich zwischen die alten Zellen einkeilen, verjüngt und zum Wachstum fähig gemacht. Die Muskelepithelzellen des Ektoderms wie die Nährmuskelzellen des Entoderms scheinen zu weit spezialisiert, differenziert zu sein, als daß sie imstande wären, das Material für die Knospe abzugeben.

Ich will hier noch einschalten, daß in dem Ektoderm des stielartigen Fußes von *Hydra*, der bei solchen Hydren, welche schon einige Knospen produziert haben, besonders lang ist, sehr wenige indifferente Zellen zu finden sind, und davon sind die meisten bestimmt, Nesselkapseln zu produzieren. Der lange Fußteil solcher Hydren zeigt Degenerationszeichen, die Epithelzellen werden „marklos", es bleiben von ihnen bloß Kerne und eine dünne häutige Zellwand übrig. Ich habe weiterhin beobachtet, wie sich ein solcher Fußteil vom übrigen Hydraleibe durch quere Einschnürung ablöst. Bei vielen Hydren mit langem Fußteil (das heißt bei solchen, die viele Knospen produziert haben) fällt derselbe bei der Fixation ab. Das führe ich als Indizium dafür an, daß die alten Muskelepithelzellen sich nicht rückzudifferenzieren vermögen, was im Einklange mit der vorgebrachten Entstehungsursache der Knospe von *Hydra* steht.

Verfolgen wir nun weiter die Ausbildung der Knospe. Das eigentümlichste an der Entstehung der Knospe von *Hydra* ist zwar schon am Anfang derselben geschehen (die Aktivierung der indifferenten Zellen des Ektoderms), aber auch im weiteren Verlaufe der Ausbildung der Knospe kommt manches Erwähnenswerte vor.

Die Knospe wächst nicht bloß an ihrer Spitze (obwohl hier am ausgiebigsten), sondern in ihrem ganzen Umfange. Die indifferenten Zellen treten einzeln und nicht in Haufen in die Epithelien ein. Die Stützlamelle bleibt auch weiterhin unaufgelöst; die durchwandernden indifferenten Zellen zerstören nicht die Stützlamelle (weil sie eben immer nur einzeln wandern). Von den neu entstehenden Epithelzellen muß offenbar neue Stützlamellensubstanz ausgeschieden werden.

Im Ektoderm ist die weitere Umwandlung von indifferenten Zellen in Muskelepithelzellen unverkennbar. Man kann leicht an den verschieden aussehenden indifferenten Zellen erkennen, wozu sie sich herausbilden werden, ob zu Nesselzellen oder Muskelepithelzellen. In etwas vorgeschritteneren Stadien der Knospenausbildung kann man hie und da sich teilende Muskelepithelzellen finden (Taf. I, Fig. 6), es sind dies zweifellos die jungen, aber aus indifferenten Zellen entstandenen. Die durch Teilung der jungen Muskelepithelzellen bedingte Vergrößerung des Epithels kann nach dem Beobachteten keine irgendwie ins Gewicht fallende sein. Die Umwandlung der indifferenten Zellen in die Muskelepithelzellen bleibt auch weiter die Hauptquelle für das Wachstum des Epithels.

Die indifferenten Zellen vermehren sich fortwährend und ersetzen dadurch ihr Kontingent, das sich durch ihre Umwandlung in spezialisierte Zellarten sonst vermindern würde. Daß die indifferenten Zellen eigentlich keine Epithzellen sind, sieht man auch daraus, daß bei der Teilung die Teilungsfigur (Spindel) in ihrer Stellung zum Epithelium gar keine Regelmäßigkeit aufweist (Taf. I, Fig. 2). Erst durch ein Einverleiben in das Epithel (wenn sie zu Muskelepithelzellen werden) werden sie bestimmt polarisiert.

Das Entoderm verhält sich im weiteren Verlaufe der Knospenbildung insoweit etwas abweichend vom Ektoderm, als hier die Neubildung der Nährmuskelzellen doch nur am Pol der Knospe vor sich geht. Hier hat sich aus den schon eingewanderten und immer neu einwandernden indifferenten Zellen sozusagen ein Meristem, ein Bildungsherd für Nährmuskelzellen gebildet (Taf. I, Fig. 2, 8). Die schon großkernig gewordenen indifferenten Zellen trifft man nicht selten in Teilung begriffen (Taf. I, Fig. 2, 8). Nur

selten sind Teilungen an Zellen, die schon Charaktere einer Nährmuskelzelle angenommen haben, zu beobachten.

Bei den werdenden Nährmuskelzellen ist das Plasma zunächst solid (aber schon mit sich tief färbenden Körnern reichlich versehen) und füllt den ganzen Zelleib aus (Taf. I, Fig. 3, 4), später, nachdem sie keulenförmig geworden sind, konzentriert sich das Plasma in dem der freien Fläche (dem Gastralraum) genäherten Teil, basal bleibt es nur mit einigen Strängen an der Stützlamelle befestigt (Taf. I, Fig. 2, 8). Auch der Kern verändert sich, abgesehen davon, daß er größer wird. Der Kern einer mehr indifferenten Zelle färbt sich im ganzen tiefer und zeigt noch mehrere schwarz gefärbte Kernchen (Taf. I, Fig. 4, 8). Bei der Ausbildung zu einer Nährmuskelzelle wird der Kern immer heller, es bleibt nur ein (in manchen Fällen zwei) Nukleolus als schwarzes Körnchen und das Plasma wird mehr schwammig mit ganz kleinen Körnchen in den Netzknoten. Inzwischen bildet sich auch die Muskelfaser aus. Über die Bildung der Wimper konnte ich nichts beobachten.

In mehr basalen (dem Muttertiere genäherten) Teilen der Knospe wandern auch später indifferente Zellen in das nun ziemlich ausgebildete Entoderm (Taf. I, Fig. 8, 9, 10), sie werden aber nicht zu Nährmuskelzellen, sondern zu Drüsenzellen, diese kommen also nachträglich hinzu. Bei diesen vergrößert sich der Kern kaum mehr, nur der Zelleib wächst und nimmt allmählich die Form und Struktur der Drüsenzellen an (es treten Sekretballen auf; werden diese von Reagenzien ausgelöst, so zeigt das Plasma eine schwammige Struktur). Die werdenden Drüsenzellen drängen sich zwischen die Nährmuskelzellen und werden zu tektiepithelialen Zellen.

Ich will noch erwähnen, daß auch im fertig gewordenen Entoderm der Knospe an der Stützlamelle nur wenig indifferente Zellen zu treffen sind, auch davon zeigen die meisten eine Tendenz (durch Streckung senkrecht zur Stützlamelle, das Hinaufdrängen zwischen die Nährmuskelzellen und die Veränderung am Plasma) zu Drüsenzellen (Eiweißdrüsenzellen) zu werden.

Aus der beschriebenen Art und Weise der Knospenentstehung resultiert ein merkwürdiges Durcheinander der Mutter- und der Knospenzellen. Wir können an einer bereits fortgeschrittenen Knospe drei Zonen (an der Knospe quer gedacht) unterscheiden, was die Anordnung der Mutter- und Knospenzellen in den beiden Epithelien anbelangt. In der ersten schmalen Zone, unmittelbar am Übergang von der Knospe zum Muttertier, werden noch viele alte, vom Muttertier herrührende Muskel- und Nährmuskelzellen vorhanden

sein, zwischen denselben einige neue aus den indifferenten Zellen entstandene. In der zweiten Zone werden die jungen Epithelzellen vorherrschen. In der dritten Zone finden wir nur neugebildete Epithelzellen. Je weiter die Ausbildung der Knospe vorgeschritten ist, desto mehr schwinden die ersten zwei Zonen der dritten gegenüber, so daß wir bei einer fertigen Knospe zeigen können, daß sie bloß aus Derivaten der aus dem Ektoderm stammenden indifferenten Zellen des Muttertieres bestehen.

Während des Wachstumes bleibt die Kontinuität der beiden Epithelien bestehen, dasselbe gilt für die Stützlamelle, wie schon früher bemerkt worden ist. Anfangs sind die Muskelfasern etwas schütter, weil die sich einkeilenden neuen Epithelzellen zunächst keine Muskelfasern ausgeschieden haben, werden aber bald durch neue Muskelfasern ergänzt. In späteren Stadien sind an der Wachstumsspitze keine Muskelfasern vorhanden, da sie erst nachträglich von den neuentstandenen Epithelzellen gebildet werden.

Je weiter die Entwicklung der Knospe (man kann mit Recht eine „Entwicklung" sagen, weil es doch von indifferenten, embryonalen Zellen bewerkstelligt wird) vorgeschritten ist, desto weniger wandern die indifferenten Zellen am freien Ende der Knospe (dem künftigen Mundpol) aus dem Ektoderm in das Entoderm. Das Wachstum des Entodermepithels geschieht durch Vermehrung der am Wachstumspol befindlichen indifferenten Zellen. Es wandern wohl auch weiter am ganzen Körper einzelne indifferente Zellen, diese werden aber zu Drüsenzellen (die untere, basale Region der Knospe verdaut schon Nahrung und verbraucht Drüsenzellen, die ersetzt werden müssen).

Im Ektoderm sind nicht mehr die meisten indifferenten Zellen am Mundpol, sondern im Umkreise desselben (Taf. I, Fig. 8), wo dann die Tentakel entstehen sollen, denn diese brauchen für ihre Bildung sehr viel indifferente Zellen. Zuletzt wird das Mundfeld neben der Fußscheibe die an indifferenten Zellen ärmste Stelle (hier werden keine Nesselzellen gebildet).

An der Bildung des Entodermepithels der Tentakel scheinen mir die schon im Entoderm befindlichen indifferenten Zellen beteiligt zu sein; ich habe nie Bilder gesehen, die auf eine neuerliche Einwanderung aus dem Ektoderm zu schließen gestatten würden. Dabei erschöpfen sich die an der Bildung der Tentakel beteiligten indifferenten Zellen ganz, um das Nährepithel entstehen zu lassen, was daraus ersichtlich ist, daß keine indifferenten Zellen als solche übrig bleiben. Auf der Innenseite der Mundscheibe bilden die noch

zahlreich vorhandenen indifferenten Zellen die Schleimdrüsenwülste aus, zwischen welchen die Mundöffnung durchbricht. Im Entoderm der Mundscheibe bleiben die meisten indifferenten Zellen, um durch Umwandlung in Schleimdrüsenzellen die verbrauchten zu ersetzen.

In Anbetracht der wichtigen Aufgabe, die den indifferenten Zellen bei der Knospung von *Hydra* zukommt, wird es wohl am Platze sein, hier etwas im Zusammenhange über die Naturgeschichte der indifferenten Zellen vorzubringen.

Fangen wir mit ihrer Entstehung in der Ontogenie an. Es liegen darüber mehrere Angaben [Kleinenberg (11), Korotneff (12), Brauer (4)] vor. Nach Korotneff (12) sollen die indifferenten Zellen vom Entoderm aus entstehen und dann unter das Ektodermepithel wandern. Mehr Wahrscheinlichkeit hat die Angabe Brauers (4) (wenn er es auch selbst nicht für bewiesen hält), daß die indifferenten Zellen vom Ektoderm aus entstehen, indem nämlich einzelne Ektodermepithelzellen sich aus dem Verbande lösen und unter das Epithel gleiten. Jedenfalls ist die Frage nicht endgültig beantwortet.

Die indifferenten Zellen bilden nach Brauer (4) eine ganz selbstständige, zwei Zellreihen mächtige Schichte zwischen Ektoderm und Entoderm. Brauer möchte sie direkt Mesoderm nennen. Zu dieser Zeit ist keine Stützlamelle als scharfe Grenze zwischen Ekto- und Entoderm vorhanden. Immerhin halten sich die indifferenten Zellen (hier besser: die interstitiellen genannt) mehr an das Ektoderm.

Bemerkenswert erscheint mir, daß die indifferenten Zellen erst sekundär, nachdem die Epithelzellen des Ektoderms ihre Fortsätze zur Muskelfaserbildung zwischen die indifferenten Zellen gesendet haben, zu basiepithelialen Elementen werden. Erst jetzt wird die Stützlamelle als solche sichtbar. Alle Autoren, die diese Stadien untersucht haben (Kleinenberg, Korotneff, Brauer), stimmen darin überein, daß im Entoderm keine indifferenten Zellen vorhanden sind, was auch die Abbildungen klar erkennen lassen; es müssen also die indifferenten Zellen, die man später im Entoderm findet, aus dem Ektoderm (genauer gesagt, von jenseits der Stützlamelle) gekommen sein. Sobald sich eine Gelegenheit dazu ergeben wird, werde ich trachten, dies auch durch Beobachtung zu bestätigen; es wäre überhaupt von Interesse, auch anderer Fragen wegen Hydraembryonen dieser Stadien genauer zu untersuchen.

Brauer (1) bemerkt ausdrücklich, daß von allem Anfange an das Ektoderm der Fußregion arm an indifferenten Zellen ist. Sehen wir uns die Verteilung der indifferenten Zellen im Körper einer ausgewachsenen *Hydra* an. Die Verteilung der indifferenten Zellen ist von Interesse, weil sie mit der Aufgabe dieser Zellen in innigem Zusammenhange steht.

Der Hauptsitz der indifferenten Zellen ist das Ektoderm der Geschlechts- und Knospungsregion. Wenige finden wir am Mundfelde (innerhalb des Tentakelkranzes), ganz selten, wenn überhaupt, welche in den Tentakeln, daher die große Wahrscheinlichkeit, daß die zum Ersatz der verbrauchten Nesselzellen notwendigen als solche vom Leibe in die Tentakel wandern, wie wir es bei vielen anderen Hydroidpolypen finden [Hadži (8)]. Unterhalb der Knospungsregion sind die indifferenten Zellen, je näher zur Fußscheibe, desto seltener. Es ist schon früher erwähnt worden, daß sich bei Tieren, die schon mehrere Knospen gebildet haben, diese untere an indifferenten Zellen arme Region vergrößert.

Das Entoderm entbehrt nach dem oben Erwähnten der autochthonen indifferenten Zellen. Alle Hydrauntersucher [ich erwähne hier nur die namhaftesten: Kleinenberg (11), Jickeli (10), Nussbaum (15), Schneider (19, 20)] sind darin einig, daß das Entoderm sehr arm an indifferenten Zellen ist. Wir können sagen, daß sie im Entoderm nur dort vorkommen, wo es Drüsenzellen gibt, also an der Mundscheibe und in der Geschlechts- und Knospungsregion.

Nach meinen Beobachtungen halten sich die indifferenten Zellen subepithelial im Entoderm nur interimistisch auf, nur auf der Durchreise aus dem Ektoderm, um sich in die tektiepithelialen Drüsenzellen umzuwandeln. An geeigneten Schnittserien sind sowohl alle Stadien der Durchwanderung der Stützlamelle einerseits, wie auch die Umwandlung der eingewanderten indifferenten Zellen in Drüsenzellen andrerseits zu beobachten (Taf. II, Fig. 2, 3, 4, 5, 6), das letztere ist schon von Schneider als sehr wahrscheinlich hingestellt worden. Ich will bemerken, daß diese Überwanderung nicht immer gleich häufig vor sich geht. An Individuen, die vor der Fixation verdaut haben (beziehungsweise vorverdaut, Hadži), ist die Überwanderung am besten zu sehen, was mit der weiteren Aufgabe der überwandernden Zellen in innigstem Zusammenhange steht.

Die Verwendung der indifferenten Zellen ist, wie schon mehrfach hervorgehoben, eine sehr mannigfache. Sie verhalten sich durchaus wie embryonale Zellen. Man kann ruhig sagen, daß aus den

indifferenten Zellen unter Umständen alle bei *Hydra* vorkommenden Zellarten entstehen können. Ihre gewöhnlichste Aufgabe ist es, sich in Nesselbildungszellen umzuwandeln. Nesselzellen und Drüsenzellen (des Entoderms) werden während des ganzen individuellen Lebens der *Hydra* gebildet.

Daß die männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte aus den indifferenten Zellen entstehen, ist schon längst bekannt; in der vorliegenden Arbeit ist es für die Knospen gezeigt worden.

Die Untersuchung über die Entstehung der Knospe hat ergeben, daß die Muskelepithelzellen sowie die Nährmuskelzellen aus den indifferenten Zellen entstehen; ob es auch für die Nerven-, Nervensinnes- und Sinneszellen der Fall ist, ist nicht durch Beobachtung bewiesen, wird aber durch bloße Überlegung höchst wahrscheinlich.

Über die Beteiligung der indifferenten Zellen am normalen Wachstum der *Hydra* gibt es keine strikten Angaben in der Literatur.[1]) Es ist zu bemerken, daß sich teilende Deckepithelzellen so selten in Präparaten zu finden sind, daß alle beobachteten Fälle in entsprechenden histologischen Arbeiten besonders angegeben zu werden pflegen. Schneider (19) hat eine Umwandlung von indifferenten Zellen in Nervenzellen beschrieben, es scheint aber, daß die Bilder nicht ganz richtig gedeutet sind, weil es doch höchst unwahrscheinlich ist, daß im ausgewachsenen Tiere noch Nervenzellen, und zwar ziemlich viele, neu gebildet werden. Ein Teil der von Schneider gezeichneten Umwandlungsreihe wird auf wandernde, mit kleinen Pseudopodien versehene indifferente Zellen oder abortive Nesselbildungszellen, der andere auf aus dem Nervennetz gerissene Nervenzellen zu beziehen sein. Nichtsdestoweniger ist es bei den Knospen und Embryonen von *Hydra* zu erwarten, daß die Nervenzellen aus den indifferenten Zellen ihren Ursprung nehmen.

Eines verdient noch erwähnt zu werden. Nach Korotneff (13) verfallen die Muskelepithelzellen des Ektoderms zu Anfang des Herbstes einer fettigen Degeneration. Das neue Epithel wird von den sich zuvor stark vermehrenden indifferenten Zellen gebildet („Hiemalmetamorphose des Ektoderms"). Im Entoderm werden zur selben Zeit die Zellgrenzen verwischt. Auch diese Angabe einer Regeneration (Verjüngung) des Ektodermepithels spricht für die Unfähigkeit alter Muskelepithelzellen, sich rückzubilden und zu

[1]) Jickeli (10) erwähnt, Beobachtungen gemacht zu haben, die auf eine Entstehung der Muskelepithelzellen aus indifferenten Zellen schließen lassen.

teilen. Bei vielen Seehydroiden, die im Hydranten nur wenig indifferente Zellen besitzen, wird der alte Hydrant einfach in toto abgeworfen und ein neuer Hydrant von dem embryonalen (indifferenten) Cönosark gebildet, auch die Knospung verläuft bei diesen Hydroidpolypen anders als bei *Hydra*.

Obwohl so viele Arbeiten über die Regulation und Regeneration von *Hydra* bestehen, finden wir doch so wenig Angaben darüber, welche Zellen des Hydrakörpers daran beteiligt sind.[1]) Meines Wissens behandelt nur eine Arbeit ausschließlich die histologischen Veränderungen während der Regeneration, es ist jene von H. T. Rowley (15), und auch diese ist von keinen Abbildungen begleitet und gibt auch sonst zu wenig Auskunft. Eines ist sicher, daß die indifferenten Zellen bei jeder Regulation oder Regeneration stark, wenn nicht ausschließlich beteiligt sind. Als erste Reaktion jedes operativen Eingriffes tritt die Aktion der indifferenten Zellen auf, sie vermehren sich stark, jedenfalls nicht nur um Nesselzellen zu bilden (in den ersten Stadien der Regeneration werden eher die schon fertigen Nesselzellen rückgebildet als neue produziert). Aus der Angabe von Rowley, infolge welcher auch Epithelzellen in Teilung begriffen getroffen werden, kann man noch nicht schließen, daß sich das alte Epithel an der Regeneration aktiv beteiligt, weil es auch junge eben aus den indifferenten Zellen entstandene Epithelzellen sein könnten, die man sich teilen sieht, ähnlich wie von mir an den Knospen beobachtet wurde. Es ist auch die Methode, die Rowley bei der Untersuchung angewendet hatte, nicht zweckmäßig; ein jedes Tier wurde in einige kleine Stücke zerschnitten. Diese zuweit gehende Zerkleinerung übt einen allzugroßen allgemeinen Reiz aus, alles verändert sich und die Bilder werden zu unklar, deshalb konnte Rowley zu keinem sicheren Ergebnis gelangen.

Meine diesbezüglichen Untersuchungen sind im Gang. Vorläufig bringe ich nur ein Bild (Taf. II, Fig. 1). Es ist ein Längsschnitt durch die Stelle (aus der unteren Knospungsregion), wo eine durch einen Einschnitt angebrachte Verwundung repariert wurde.

[1]) Einen sehr wichtigen Hinweis auf die Zellverhältnisse bei der Regeneration gibt uns die unter anderen von Nussbaum (15) festgestellte Tatsache, daß abgeschnittene Tentakel nicht imstande sind zu regenerieren. Ich schließe mich vollkommen der von Nussbaum geäußerten Meinung an, daß der Mangel an indifferenten Zellen daran schuld ist. Auch das Mißlingen einer Umkehrung der Körperschichten von *Hydra* spricht dafür, daß die Epithelzellen nicht imstande sind, sich rückzubilden.

An der ganzen Serie ist keine Epithelzelle weder im Ektoderm noch im Entoderm in Teilung begriffen vorzufinden, wohl aber die indifferenten Zellen (an der beiliegenden Abbildung eine). Im Ektoderm sieht man einige indifferente Zellen sich strecken, was auf eine Umwandlung in Epithelzellen hindeutet. Eine indifferente Zelle ist gerade bei der Durchwanderung der Stützlamelle getroffen. Drei weitere stehen so knapp an dem Entoderm, daß man geneigt wäre, sie demselben zuzurechnen. Die rege Beteiligung der indifferenten Zellen tritt klar hervor.

Überaus charakteristisch ist für die indifferenten Zellen das Vermögen der aktiven Fortbewegung. Es ist schon früher dargelegt worden, daß, wenn die Bewegung der indifferenten Zellen auch nicht intra vitam beobachtet worden ist, doch mit größter Wahrscheinlichkeit auf eine solche geschlossen werden kann. Diese Eigenschaft hätte ja nichts Ungewöhnliches an sich. Wir kennen ja schon von früher her sogar Derivate der indifferenten Zellen bei vielen Hydroidpolypen, die sich aktiv fortzubewegen imstande sind. Erst unlängst habe ich es für die Nesselzellen gezeigt [Hadži (8)]. Für die Eizellen ist es in der neuesten Zeit von Stschelkanowzeff (21) und Goette (7) gezeigt worden.

Ich glaube, daß aus allen dem Vorhergehenden die embryonale Natur der indifferenten Zellen ohne weiteres zu erkennen ist und so wird man sich in Anbetracht des Umstandes, daß die Epithelzellen der beiden Körperschichten so hoch differenziert sind (jedes Epithel hat eine Doppelfunktion, das äußere die Deck- und Bewegungsfunktion, das innere die Nähr- und Bewegungsfunktion), nicht wundern, daß die Rolle, das neue Material für die Knospen zu liefern, den indifferenten Zellen zugefallen ist.

Literatur.

In der Einleitung habe ich ganz kurz die bis dahin vorliegenden Literaturangaben erwähnt, jetzt will ich sie einer näheren Kritik unterziehen und meinen Befunden gegenüberstellen.

Die so allgemein verurteilte Arbeit von A. Lang (14) enthält doch (hier wird natürlich nur der Abschnitt über die Knospung bei *Hydra* berücksichtigt) manche richtige Beobachtung. Ihr größter Fehler ist, daß die Abbildungen nicht sehr genau sind; es scheint weiter, daß die Präparate nicht ganz entsprechend waren (Schnittrichtung, Färbung). Jedenfalls hat Lang (14) die überwandernden indifferenten Zellen gesehen. Mit Recht hebt er die rege Vermehrung der indifferenten Zellen hervor, hat aber von dem Vor-

gang, wie sich dieselben an der Bildung der Knospe beteiligen, keine richtige Vorstellung gewonnen. Lang läßt bloß das Entoderm aus indifferenten Zellen entstehen, das neue Ektodermepithel soll einfach durch die Teilung der alten Muskelepithelzellen entstehen. Die Stützlamelle soll in der ganzen mittleren Partie der Knospe sich einfach auflösen, sie verschwindet; solche Bilder kann man nur an ganz schiefen Schnitten gewinnen. Die Angabe, daß das mütterliche Entoderm in der Mitte der Knospenanlage zerfällt und resorbiert wird, entspricht nicht den Tatsachen; auch lassen seine Abbildungen gar nicht darauf schließen, es ist nur eine falsche Deutung der Bilder. Stellenweise sieht man an den Abbildungen Langs ganz schön, wie sich die eingewanderten indifferenten Zellen zwischen die alten Nährmuskelzellen einkeilen. Es ist besonders der Umstand hervorzuheben, daß Lang in keinem Falle eine Teilung der Nährmuskelzellen beobachtete, wohl aber solche der indifferenten Zellen. Im Ektoderm sah er Epithelzellen sich teilen.

Braem (1) behauptet mit größtem Nachdruck, den Angaben von Lang gegenüber, daß während der ganzen Knospenentwicklung die Stützlamelle bestehen bleibt, respektive daß die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm scharf bleibt, und sieht dies als Hauptargument gegen Langs Angaben an. Wir haben aber gesehen, daß auch trotz der Integrität der Stützlamelle die indifferenten Zellen aus dem Ektoderm in das Entoderm wandern können. Eine solche Wanderung hat Braem nicht beobachtet, es scheint, daß seine Präparate viel schuld daran waren (soviel man aus den rohen Abbildungen schließen kann). Interessant ist es, wie sich Braem das Wachstum beider Körperschichten vorstellt. Im Entoderm findet Braem auch indifferente Zellen und diese wandeln sich in Drüsenzellen um; zwischen Drüsen- und Nährmuskelzellen soll es aber keine scharfe Grenze geben, die Drüsenzellen können sich nach Bedarf in Nährmuskelzellen umwandeln. Das ist aber nie beobachtet worden und ist von vornherein ganz unwahrscheinlich, besonders für jeden, der die Histologie von *Hydra* gut kennt. Wozu ist eine solche kühne Annahme notwendig? Sie wird herangezogen, weil doch seltener die Nährmuskelzellen in Teilung begriffen gefunden werden. Das Vorhandensein von vielen indifferenten Zellen im Entoderm wird demonstriert an einem Bilde, welches ein schon fortgeschritteneres Stadium der Knospenbildung zeigt, das geht aber nach dem, was wir gezeigt haben, nicht an; diese indifferenten Zellen, die übrigens schon größer geworden sind [eine teilt sich;

Braem (1), S. 152, Abb. 4], stammen ganz gewiß aus dem Ektoderm. In der Fig. 2 (S. 148) und Fig. 3 (S. 151) sind im Entoderm keine indifferenten Zellen zu finden. Auf die von Braem angeführte Möglichkeit, daß sich die Nährmuskelzellen zurückverwandeln und durch Teilung „zur Vermehrung der embryonalen Zellen des Entoderms beitragen, wie es die peripheren (Deck-)Zellen des Ektoderms gegenüber dem interstitiellen Gewebe tun" (S. 153), will ich gar nicht eingehen. Es ist ja ganz verkehrt zu sagen (oder zu glauben), „daß die interstitiellen Zellen während des ganzen Lebens der *Hydra* aus oberflächlichen Ektodermzellen entstehen können und nur der Lage nach von diesen verschieden sind" (S. 157), während doch der umgekehrte Fall richtig ist.

Die anderen Angaben über die Entstehung der Knospe bei *Hydra*, die wir in der Literatur vorfinden [Chun (5), Seeliger (17)], brauche ich nicht in Betracht zu ziehen, da sie nicht auf eigenen eingehenden Untersuchungen beruhen.

Allgemeiner Teil.

Es erübrigt uns noch, die in dieser Arbeit vorgebrachten Befunde auf ihre Bedeutung für die Auffassung der Knospung überhaupt und speziell die der Hydroiden zu prüfen.

Als das Charakteristische für die Knospung hält man gewöhnlich, daß die Knospe durch das lokale Wachstum mehrerer Körperschichten entsteht, was für die allermeisten Fälle zutrifft. Am einfachsten, typisch ist es, wenn jede Körperschichte des Muttertieres die entsprechende Körperschichte des Tochtertieres bildet. Es sind schon längst Fälle im Tierreich bekannt, wo die Knospe ihr Zellmaterial nicht von allen vorhandenen Körperschichten bezieht (Ektoderm, Mesoderm, Entoderm), sondern nur von zweien darunter *(Bryozoa)*. Stets ist aber die mittlere Körperschichte (Mesoderm oder Mesenchym) bei der Knospung beteiligt.

Die Cölenteraten galten lange als ausnahmslos typisch knospende Tiere (die Ctenophoren vermehren sich nicht durch Knospung). Von den beiden Körperschichten liefert jede ihrerseits das Material für die Knospe. Die zwischen den beiden Körperschichten gelegenen Zellen werden selten als besondere Schichte behandelt. Wir werden dann verstehen, weshalb man der Angabe Langs, daß die Knospe von *Hydra* bloß aus Ektoderm entsteht, so wenig Glauben entgegengebracht hat; sie paßte durchaus nicht in das gewöhnliche Schema hinein und dabei diente sie als Grundlage der Ansichten Weismanns über das Wesen der Knospung,

wonach hier die Knospung beinahe zu einer Sporogonie gemacht wird. Das letztere (die Entstehung der Knospe von einer einzigen indifferenten Zelle) nachzuweisen, gelang aber nicht, weil es eben den Tatsachen nicht entspricht.

Chun (6), der selbst Stellung gegen Lang und Weismann nahm, konnte an Margeliden, knospenden Medusen, zeigen, daß hier „ausnahmsweise" die Knospe ganz ohne Beteiligung des mütterlichen Entoderms entsteht. Es ist dies hier noch schärfer ausgedrückt als nach Lang bei *Hydra*, weil die Stützlamelle, beziehungsweise die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm während der ganzen Knospenbildung scharf bleibt und die Gastralhöhle der Knospe mit jener des Muttertieres erst später in Kommunikation tritt. Ich will gleich hier darauf hinweisen, daß das Knospungsmaterial nicht von den ektodermalen Epithelmuskelzellen des Manubriums, wie man es im Berichte von Seeliger lesen kann, seinen Ursprung nimmt; es geht aus der Darstellung von Chun vielmehr hervor, daß es ein Haufen embryonaler Zellen ist, der die Knospe aus sich entstehen läßt und der sich nach Chun anscheinend verschieben soll, um auch für die weiteren Knospen das Material zu liefern.

Da schließen sich meine Befunde an *Hydra* an. Ich bin nicht geneigt, die Knospenbildung bei *Hydra* als ursprünglich anzunehmen. Eine derartige Entstehungsweise der Knospen steht meiner Ansicht nach im engen Zusammenhange mit dem Umstande, daß bei *Hydra* im Gegensatze zu den allermeisten Seehydroiden das ganze Epithel höher differenziert ist. Dieser Umstand steht wieder damit im Zusammenhange, daß *Hydra* als solitäres, freibewegliches Tier keine Peridermbildung hat. Nur dem Umstande verdankt *Hydra* ihre Sonderstellung.

Man soll eigentlich nicht sagen, daß die Knospe von *Hydra* bloß aus Ektoderm entsteht. Die Knospe entsteht aus embryonalen Zellen, die schon in der embryonalen Entwicklung als solche entstehen und nur der Lage nach dem Ektoderm näher zu stehen scheinen als dem Entoderm. Die indifferenten Zellen haben alle Charaktere einer mittleren Körperschichte, eines Mesoderms, sind aber doch eine Mittelschichte sui generis („Interstitielles Zellager"), weder mit jener der Scypho- und Anthozoa noch mit jener der Cölomata direkt vergleichbar, besonders dann nicht, wenn man sich auf den rein morphologischen Standpunkt stellt, was aber heute meistens nicht der Fall ist.

Durch diese Betrachtung verliert die beschriebene Entstehungsweise viel vom absonderlichen. Es braucht eben die Knospe nicht

aus allen oder mehreren Körperschichten des Muttertieres zu entstehen, nur das embryonale Gewebe ist in jedem Falle notwendig. Man braucht deshalb nicht von Polysporogonie [Seeliger (18)] zu reden, es ist wie jede andere Knospung eine „ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Wachstumsprodukte" (Haeckel: Schizogonie). Die Knospungsarten müssen ja nicht monophyletisch sein. Die Knospung, wie sie bei *Hydra* anzutreffen ist, hat sich höchstwahrscheinlich aus einer typischen entwickelt, dadurch, daß die indifferenten Zellen immer mehr und mehr an der Knospenbildung teilgenommen haben.

Nach Zykoff (22) (im Gegensatze zu Goette) sollen die Gemmulae von Ephydatia bloß aus indifferenten Parenchymzellen entstehen, da haben wir auch eine ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Wachstumsprodukte einer Körperschichte.

Man wird sich vielleicht wundern, daß so wenig Fälle einer derartigen atypischen Knospung bis jetzt bekannt geworden sind. Dagegen läßt sich aber einwenden, daß auch nicht viel danach gesucht worden ist. Bei Hydroidpolypen, bei welchen die Knospen meistens aus Stiel- oder Wurzelcoenosark entstehen, ist ja gar nicht eine andere Knospungsart als durch Wachstum beider Epithelien zu erwarten. Hier sind die Epithelien jugendlich, undifferenziert. Wir sehen da Keimzellen aus beiden Keimblättern entstehen [Goette (6)]. Nach Goette (7) sollen es in einigen Fällen direkt die Epithelzellen des Entoderms sein, die die Keimzellen liefern.

Am ehesten sind ähnliche Knospungsverhältnisse wie bei *Hydra*, an Medusenknospen der Clavidae und Corynidae, die an den Hydranten selbst entstehen, zu erwarten, oder überhaupt dort, wo die Knospen an Stellen entstehen, die von hochdifferenziertem Epithel gebildet sind, die aber indifferente Zellen enthalten. Gerade die allerersten Entwicklungsstadien der Medusenknospen wurden bei der Untersuchung bis jetzt wenig berücksichtigt.

Die Knospungsarten könnte man folgendermaßen einteilen: 1. Die Knospe entsteht durch lokales Wachstum der Körperschichten, aus denen das Muttertier besteht (bei Cölenteraten sehr verbreitet, zum Beispiel Eudendrium, nach Seeliger). 2. Die Knospe entsteht aus einigen (zum Beispiel aus einer, aber nicht allen) Körperschichten unter Mitwirkung der embryonalen Zellen der Mittelschichte (Mesenchymzellen), zum Beispiel Bryozoa nach Braem. 3. Die Knospe entsteht bloß aus den embryonalen Zellen der Mittelschichte, zum Beispiel *Hydra*.

Am Ende will ich noch eine Bemerkung über die Stellung zur Keimblattlehre machen. Die in vorliegender Arbeit gebrauchten

Begriffe Ekto-, Meso-, Entoderm (äußere, mittlere, innere Körperschichte) will ich nicht streng morphologisch aufgefaßt haben. Wenn dies der Fall wäre, dürfte man bei *Hydra* nicht vom Mesoderm sprechen. Den Begriff Mesoderm habe ich für *Hydra* erst am Ende eingeführt, nachdem ich durch Charakterisierung der indifferenten Zellen zunächst ihre Natur und Entstehungsweise klargelegt habe. Stellt man sich auf den berechtigteren physiologischen Standpunkt [Braem (2)] innerhalb der Keimblätterlehre, dann wird es auch gestattet sein, von einem, wenn auch mesenchymatischen Mesoderm zu reden. Die Stützlamelle kann man doch nicht als dazu vorhanden annehmen, damit sie uns die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm stets klar anzeigt. Die Stützlamelle hat ihre Funktion, sie ist sozusagen ein inneres Skelett, ein Angriffspunkt der Muskelfasern. Betrachten wir das Entwicklungsstadium von *Hydra*, wo es drei deutlich gesonderte Körperschichten aufweist [Brauer (4)] und denken wir dann an den Wirkungskreis der interstitiellen Zellage der indifferenten Zellen. Die Lagerung der interstitiellen Zellschichte, das dürfen wir nicht vergessen, ist eine sekundäre. Die indifferenten Zellen werden umgriffen von den Fortsätzen der ektodermalen Epithelzellen.[1]) Die indifferenten Zellen dienen sowohl dem Ekto- wie dem Entoderm. Die basiepithelial gelegenen Nervenzellen sind nicht zu der interstitiellen Zellage zu rechnen, ihre Entstehungsweise in der Ontogenie ist noch fraglich.

Wenn man sich auf den physiologischen Standpunkt der Keimblätterlehre stellt, wird man keinen Anstoß daran nehmen, die interstitielle Zellage als (mesenchymatisches) Mesoderm zu bezeichnen, wenn sie auch, wie es höchst wahrscheinlich ist, vom Ektoderm entsteht und nicht vom Entoderm.

Kurze Zusammenfassung.

1. Die Knospe von *Hydra* entsteht nicht durch einfache „Ausstülpung“ der beiden Körperschichten des Muttertieres.

2. Sie entsteht vielmehr durch lokale Aktivierung der unter dem Ektodermepithel liegenden indifferenten Zellen (dem interstitiellen Zellager).

3. Das erste Stadium der Knospenentstehung ist durch rege Vermehrung der indifferenten Zellen gekennzeichnet.

4. Im zweiten Stadium rücken die indifferenten Zellen einerseits zwischen die ektodermalen Epithelzellen und werden selbst zu

[1]) Bei Tubularia werden die basalen Teile der Muskelepithelzellen sogar selbständig und werden zu echten Muskelzellen.

solchen, andrerseits durchwandern sie die Stützlamelle, keilen sich zwischen die „mütterlichen“ Nährmuskelzellen und werden zu solchen.

5. Für die Bildung des Entoderms der Tentakel wandern keine neuen indifferenten Zellen in das Entoderm ein.

6. Die Einwanderung der indifferenten Zellen aus dem interstitiellen Zellager des Ektoderms geht während des ganzen Lebens der *Hydra* vor sich (häufiger nach größerem Verbrauch von Eiweißdrüsenzellen).

7. Die in das Entoderm (nicht bei Knospung) eingewanderten indifferenten Zellen differenzieren sich zu Eiweißdrüsenzellen.

8. Bei der Entstehung der Knospe müssen weder alle Körperschichten noch überhaupt Epithelien Anteil nehmen, es genügen auch bloß indifferente (mesenchymatische) Zellen dazu.

9. In Anbetracht der Entstehungsweise und des Arbeitskreises des interstitiellen Zellagers kann man dieses trotz seiner Lagerung als Mesoderm (mesenchymatisches) bezeichnen, sobald man sich auf den physiologischen Standpunkt der Keimblätterlehre stellt.

Literaturverzeichnis.

1. F. Braem, Über die Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden. Biolog. Zentralbl., Bd. XIV, 1894, pag. 140—161.
2. F. Braem, Was ist ein Keimblatt? Biol. Zentralbl., Bd. XV, 1875, pag. 427—443, 446—476, 491—506.
3. F. Braem, „Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers“. Bibliotheca Zool., Heft 6, 1890.
4. A. Brauer, Über die Entwicklung von *Hydra*. Mit 4 Taf. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie., Bd. LII, 1891, pag. 169—217.
5. C. Chun, Cölenterata in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig 1894 u. 1896.
6. C. Chun, Atlantis. Biblioth. Zool., Heft 19, 1896, pag. 25—33.
7. A. Goette, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. Mit Taf. I—XVII, pag. 1—331. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXXXVII, 1907.
8. J. Hadži, Über die Nesselzellenwanderung bei den Hydroidpolypen. Mit 2 Taf. Arbeiten aus den zoologischen Instituten der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest. Tom. XVIII, Heft 1, 1907, pag. 65—94.
9. J. Hadži, Über das Nervensystem von *Hydra*. 2 Taf. Arbeiten der zoologischen Institute Wien etc., Tom. XVIII, 1909.
10. C. F. Jickeli, Der Bau der Hydroidpolypen I. Über den histologischen Bau von *Eudendrium* Ehrb. und *Hydra* L. Gegenb. Morpholog. Jahrbücher, Bd. VII, 1883, pag. 401.
11. N. Kleinenberg, *Hydra*. Leipzig 1872.

12. A. Korotneff, Zur Kenntnis der Embryologie von *Hydra*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXXVIII, pag. 314—322.
13. A. Korotneff, Anatomische, biologische und embryologische Beobachtungen von *Hydra*. Bericht über einen Vortrag in „Verhandl. der zoologischen Sektion der VI. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte". Ref. von Brandt. Zoolog. Anzeiger, Bd. III, 1880, pag. 165—167.
14. A. Lang, Über die Knospung bei *Hydra* und einigen Hydropolypen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LIV, 1892, pag. 365—385, Taf. 18.
15. M. Nussbaum. Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mitteilung. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus *Hydra* (7 Taf.). Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXIX, 1887.
16. H. T. Rowley, Histological changes in Hydra viridis during regeneration. The amerik. naturalist. Vol. XXXVI, 1902, pag. 579—583.
17. O. Seeliger, Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LVIII, 1901, pag. 152—188.
18. O. Seeliger, Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. Verhandl. d. deutschen zoolog. Gesellsch., Bd. VI, 1896, pag. 25—59.
19. K. C. Schneider, Histologie von *Hydra fusca* mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen (3 Taf.). Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXXV, 1890, pag. 321—379.
20. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
21. J. Stschelkanowzeff, Untersuchungen über den Bau und Entwicklungsgeschichte der Cölenteraten (russisch). Berichte d. kaiserl. Gesellsch. d. Freunde f. Naturgeschichte, Anthrop. u. Ethnogr. in Moskau. Archiv d. zoologischen Abt., Tom. XVI, 1905 mit 5 Tafeln.
22. W. Zykoff, Die Entwicklung der *Gemmulae* der *Ephydatia fluviatilis Auct* Zoologischer Anzeiger. 1892, pag. 95.

Tafelerklärung.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

Drb, Drüsenbildungszelle,
Eb, Muskelepithelbildungszelle,
Edz, Eiweißdrüsenzelle,
Ek, Ektodermepithel,
En, Entodermepithel,
I, indifferente Zelle,
Ke, Kern der Muskelepithelzelle,
Kn, Kern der Nährmuskelzelle,
M, Muskelfaser,
Nk, Nahrungskörper,
Nz, Nesselzelle,
Nbz, Nesselbildungszelle,
Nmb, Nährmuskelbildungszelle,
Stl, Stützlamelle,
W, wandernde indifferente Zelle.

Für alle Figuren gilt folgendes: es sind durchwegs Fragmente von Längsschnitten von *Hydra fusca*, die mit Sublimat-Eisessig fixiert sind und mit Heidenhains Eisenhämatoxylin gefärbt wurden. Alle Abbildungen sind, was ihre Konturen und Zellpositionen anbelangt, mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen und nachher ohne Zeichenapparat ausgeführt.

Tafel I.

Fig. 1. Ganz junges Knospungsstadium. Das interstitielle Zellager stark vermehrt. Das dichtere Aussehen des Entoderms (von Braem immer besonders betont)

kann man durch erhöhte Tätigkeit, Nahrungszufuhr für das interstitielle Zelllager erklären. Eine indifferente Zelle ist gerade im Begriffe hinüberzuwandern, zwei sind schon drüben (im Entoderm). Reichert, Ok. 2, Obj. 6.

Fig. 2. Etwas vorgeschritteneres Knospungsstadium. Im interstitiellen Zellager sind sich teilende Zellen zu sehen. Zahlreiche Muskelepithelbildungszellen haben das Aussehen von epithelialen Zellen, das Plasma ist dunkler gefärbt als jenes der fertigen Muskelepithelzellen. Im Entoderm an der Knospenspitze Nährmuskelbildungszellen, eine in Teilung begriffen. Die Grenzen der jugendlichen Nährmuskelzellen sind am Bilde übertrieben scharf ausgeführt. Außerhalb der Knospungsspitze sind keine wandernden indifferenten Zellen getroffen. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.

Fig. 3. Eine Stelle nahe der Knospenspitze. Knospungsstadium etwas jünger als in Fig. 2. Nährmuskelbildungszellen sind schön zu sehen. Eine indifferente Zelle in Wanderung begriffen. Leitz, Ok. 4, Obj. Ölimmersion $^1/_{12}$.

Fig. 4. Wie Fig. 3. Eine Gruppe von indifferenten Zellen. Leitz, Ok. 4, Obj. Ölimmersion $^1/_{12}$.

Fig. 5. Seitliche Partie der jungen Knospe. Wandernde indifferente Zellen. Leitz, Ok. 4, Ölimmersion $^1/_{12}$.

Fig. 6. Die Spitze der Knospe liegt in der Verlängerung nach rechts. Junges Knospenstadium. Das Entoderm ist, wie in Fig. 3—6, nicht vollständig eingezeichnet. Im Ektoderm eine Muskelepithelbildungszelle (in Teilung begriffen?). Überwandernde indifferente Zellen. Nährmuskelbildungszellen (eine teilt sich?). Leitz, Ok. 4, Obj. Ölimmersion $^1/_{12}$.

Fig. 7. Knospenspitze. An der Spitze lebhafte Überwanderung. Zeiss, Ok. 4, Obj. Apochrom. 8.

Fig. 8. In der Entwicklung vorgeschrittene Knospe. An den Stellen, wo die Tentakel auswachsen sollen, im Ektoderm viele indifferente Zellen. Leitz, Ok. 2, Obj. 6.

Fig. 9. Stück der Leibeswand einer ziemlich vorgeschrittenen Knospe. Man sieht die überwandernden indifferenten Zellen, die sich in Eiweißdrüsenzellen umwandeln. Leitz, Ok. 2, Obj. 6.

Fig. 10. Zeigt dasselbe wie Fig. 9.

Tafel II.

Fig. 1. Verheilung einer durch Messerschnitt angebrachten Wunde. Beschreibung im Texte. Leitz, Ok. 2, Obj. 6.

Fig. 2. Seitenwand einer ausgewachsenen *Hydra*. Überwanderung der indifferenten Zelle. Man beachte die faltenartige Anhäufung der Nährmuskelzellen. Leitz, Ok. 2, Obj. 6.

Fig. 3, 4, 5 und 9 zeigen Einwanderung der indifferenten Zellen in das Entoderm. Leitz, Ok. 2, Obj. 6.

Histologische Beobachtungen am Anthropoidenovarium.

Von **H. Joseph.**

(Mit 1 Tafel und 7 Textfiguren.)

Wohl wenige Organe des tierischen Körpers erfahren während des postembryonalen Lebens so tiefgreifende Veränderungen im Bau, wie die Keimdrüsen und ganz besonders die Ovarien. Hauptsächlich die Diskontinuität und Periodizität der Funktion, ferner die Einwirkung äußerer Verhältnisse sind es, welche das anatomisch-histologische Bild des Ovariums (und ich denke hier vor allem an das meist untersuchte, das Säugerovarium) so ungemein variabel erscheinen lassen. Erklären sich auf diese Weise die Differenzen, die je nach Alter, Ernährung, Jahreszeit, Geschlechtsperiode etc. im Bau des Ovariums festgestellt werden können, so kommen außerdem noch die spezifischen Eigentümlichkeiten der Arten hinzu, durch welche oft auffallende und tiefgreifende morphologische Abweichungen begründet werden.

Wir sehen an mancherlei Beispielen, wie es selbst in Fragen des ganz normalen Geschehens (es sei an die Bildung des *Corpus luteum* erinnert) zu prinzipiellen Meinungsverschiedenheiten zwischen den einzelnen Untersuchern kommen kann, und erkennen daraus, wie schwer es ist, gerade beim Ovarium mit seinen stets wechselnden Zuständen über gewisse Grundfragen ins Reine zu kommen. Bedenkt man weiter, daß auch im normalen Ovarium sich eine Anzahl Vorgänge abspielen, die wir ganz im Allgemeinen als degenerative bezeichnen müssen, vor allem mit Hinblick auf ihren histologischen Charakter (z. B. die Follikelatresie), und erinnern wir uns dabei weiter daran, daß auch diese Prozesse in ihrer Erscheinungsweise, ebenso wie die ganz normalen, ja vielleicht noch in höherem Grade, von gewissen Umständen abhängen müssen (Alter, Fruchtbarkeit, Ernährungszustand etc.), so ergibt sich von vornherein die Möglichkeit eines ungeheueren Tatsachenmateriales auf dem Gebiete der Ovarium-

histologie, eine Voraussetzung, die durch einen Blick auf die Literatur gerechtfertigt wird.

Es kann uns aber auch auf Grund dieser Erwägung nicht Wunder nehmen, wenn wir die Grenze zwischen normalen und pathologischen Vorgängen nicht scharf abzustecken imstande sind, zumal die allgemeine Vermutung dafür spricht, daß die Ovarien von gewöhnlich frei lebenden Tieren, die aber längere Zeit in der Gefangenschaft sich befanden, dabei vielleicht sogar irgendwie krank waren, durch die abnormen Lebensbedingungen ungünstig beeinflußt wurden und atypische Bilder darbieten. Dies fällt um so mehr ins Gewicht, als wir ja vielfach histologisches Material von in Tiergärten und Menagerieen verendeten Tieren mangels besserer Gelegenheit verarbeiten müssen. Es fragt sich in solchem Falle nur, ob und inwieweit wir berechtigt sind, Befunde, die wir an solchen, nicht ganz unverdächtigen Objekten erhoben haben, abgesehen von ihrem reinen Tatsachenwert, zur Lösung allgemeiner Fragen heranzuziehen. Ich glaube, daß gerade beim Ovarium, wo, wie wir sahen, die Grenze zwischen normal und pathologisch keine ganz scharfe zu sein scheint, eine solche Berechtigung nicht ganz ausgeschlossen werden kann. Speziell ich werde in dieser Abhandlung Gelegenheit haben, einige Prozesse zu schildern, die vermutlich normwidrig sind, deren abnormer Charakter aber deutlich einer Steigerung normalen Geschehens zu entsprechen scheint, also bloß quantitativer Natur ist und demgemäß die Aussicht eröffnet, der Analyse des normalen Geschehens um ein Gewisses näher zu kommen.

Dies glaubte ich vorausschicken zu müssen, um die von mir vorgenommenen Untersuchungen an einem vereinzelten, vielleicht nicht ganz einwandfreien und bisher kaum in ähnlicher Richtung untersuchten Materiale zu rechtfertigen, ganz abgesehen davon, daß es sich ja in meinem Falle um Tiere handelt, die in bezug auf ihre körperlichen Eigenschaften dem Menschen am nächsten stehen und dementsprechend mit Rücksicht auf dessen Histologie ein höheres Interesse beanspruchen.

Mein Material setzte sich aus zwei Objekten zusammen. Das eine war ein zufällig in meinen Besitz gekommenes ganzes Genitale eines gesunden, angeblich erwachsenen Orangweibchens, das in Java, halb im Freien, also unter sehr günstigen Umständen gehalten worden war. Über die Umstände seines Todes ist mir keine Nachricht zugekommen; das Genitale war in toto in konzentrierte Sublimatlösung eingelegt und dann in Alkohol + Jod übertragen worden. Die Ovarien erwiesen sich als recht gut konserviert, wenn

man von der auch bei sonst guter Konservierung häufig eintretenden Ablösung der Granulosa von der Innenfläche der Theca folliculi absieht. In den Ovarien fanden sich eine große Anzahl 1—3 *mm* im Durchmesser haltender Graafscher Follikel, Zeichen von Follikelatresie und ähnlichen Vorgängen fanden sich nicht. Eine Anzahl kleiner Corpora lutea war vorhanden. Ich darf dieses Objekt wohl als ziemlich normal betrachten.

Das zweite Objekt war ein Stück Ovarium von einem *Gibbon Hylobates leuciscus* Kuhl.; das Tier hatte einige Monate in der kaiserlichen Menagerie in Schönbrunn gelebt und war unter den üblichen Krankheitserscheinungen der in Europa gehaltenen Anthropoiden eingegangen. Mein Freund Herr Dr. Walther Kolmer, Privatdozent für Histologie an der k. k. Hochschule für Bodenkultur in Wien, konservierte Teile des Kadavers und überließ mir das genannte Objekt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle herzlichst danke. Die Konservierung war in einem Gemisch von Kaliumbichromat, Formaldehyd und Eisessig erfolgt und erwies sich als vorzüglich. Anzeichen postmortaler Veränderung fehlten vollkommen, z. B. war das so empfindliche Keimepithel mit Ausnahme von einzelnen offenbar mechanisch geschädigten Stellen vollständig intakt.

Das Orangmaterial wurde teils in Paraffin, teils in Celloidin geschnitten, das Gibbonmaterial nur in Paraffin; von Färbungen wurden angewandt: Delafieldsches Hämatoxylin in Verbindung mit Orange und Säurefuchsin, Eosin oder van Giesonscher Lösung, Heidenhains Eisenhämatoxylin mit und ohne Orange. Einzelne Schnitte vom Orangovarium wurden auch der künstlichen Verdauung unterworfen. Die Schnittdicke schwankte zwischen 5 und 15 μ. Sämtliche Abbildungen sind Mikrophotogramme.

Meine Befunde und Auseinandersetzungen an den beiden Objekten beziehen sich auf folgende drei Punkte:

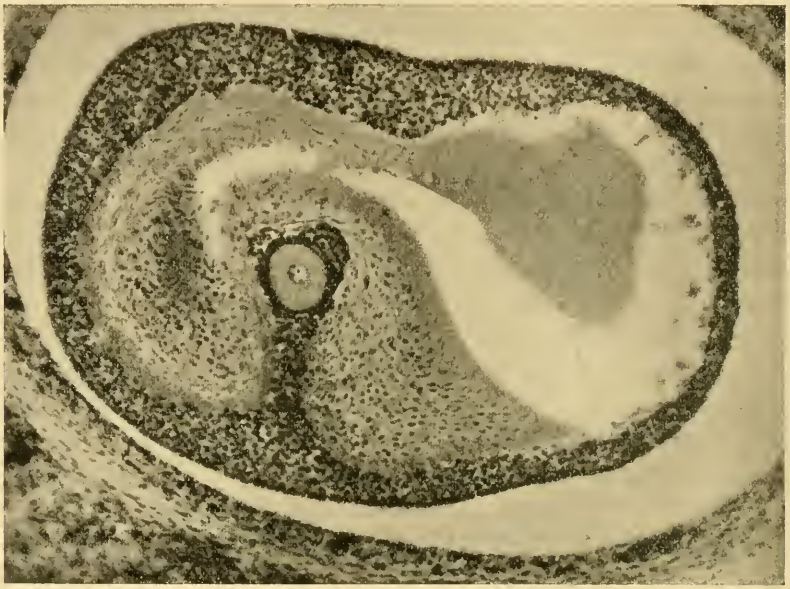
1. Morphologie des Liquor folliculi,
2. Herkunft der Zona pellucida,
3. Natur der sog. „Call-Exnerschen Körperchen".

I. Zur Morphologie des Liquor folliculi.

Bisher war man gewohnt, dem Aussehen des Liquor folliculi keine besondere Aufmerksamkeit zu schenken, und zwar aus dem Grunde, weil man wußte, daß er im Leben eine klare, höchstens einige losgelöste Granulosazellen enthaltende, eiweißhaltige Flüssigkeit sei, wohl ein Sekret oder Transsudat der Granulosazellen, das sich im konservierten Zustande in Form eines netzigen oder granulösen

Gerinnsels, ähnlich etwa gewissen Fibringerinnseln, von wechselnder Feinheit der Struktur präsentierte. Man beschäftigte sich wohl mit Recht nicht weiter mit der Struktur dieses Gerinnsels, die ja sicher nur ein Koagulationsprodukt, hervorgerufen durch das fixierende Agens, sein kann. Daß der geronnene Follikelliquor an Volum verloren hat und entweder in seinem Innern oder zwischen sich und der Granulosa Lücken freiläßt, darf ebenso als altbekannte Tatsache gelten. Ich habe bei eifriger Durchsicht der Literatur nichts

Textfigur I.



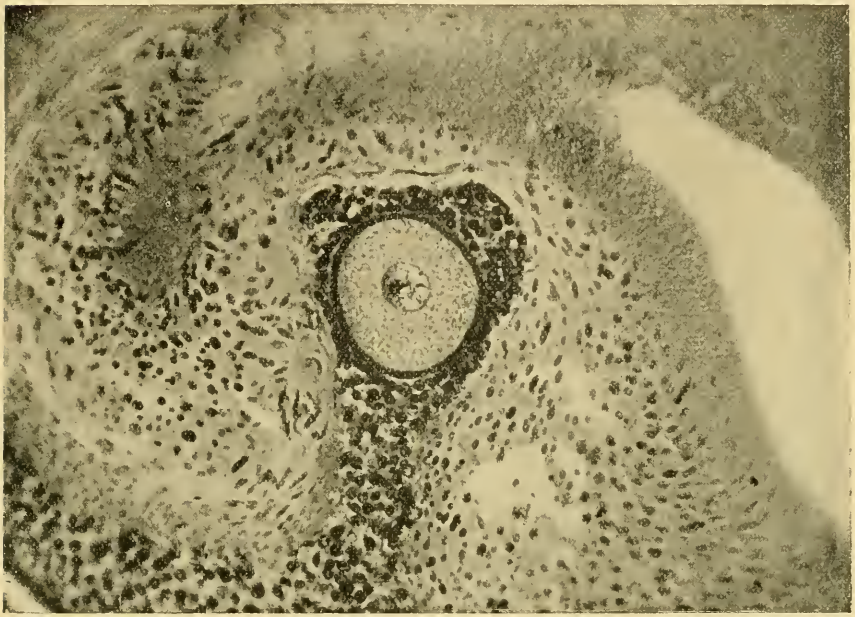
GRAAFscher Follikel vom Orang.
Liquor geschrumpft, zahlreiche Liquorkörperchen enthaltend. Vergr. 110 ×.

gefunden, was über das hier bezüglich des Aussehens des Liquor Angedeutete hinausginge.

Um so überraschender wirkte es auf mich ein, als ich gleich in den ersten Schnitten vom Orangovarium im Liquor eine Unzahl deutlich charakterisierter geformter Elemente fand, die ein durchaus eigenartiges Aussehen des Liquor hervorriefen, wie ich es vorher in zahlreichen Ovarien anderer Tiere und des Menschen niemals gesehen hatte. Textfigur I und II erläutern das Verhalten. In der sehr feingerinnseligen Grundsubstanz des Liquor liegen rundliche bis elliptische, scharf konturierte Körper. Ihre Größe schwankt etwa zwischen 0·5 und 15 μ (die länglichen Körperchen

nach der größten Dimension gemessen). Sie bestehen aus durchaus homogener Substanz, haben eine stärkere Färbbarkeit in Hämatoxylin, Eosin etc. als die Grundsubstanz und sind in ungefärbtem Zustande ziemlich stark lichtbrechend und glänzend, so daß man leicht an Fettröpfchen denken möchte. Doch schon ihre Alkohol- und Ätherunlöslichkeit schließt ihre Fettnatur aus. Daß sie zelliger Natur seien, erscheint ebenfalls auf den ersten Blick ausgeschlossen, man gewinnt den Eindruck, daß es sich um Tropfen einer dick-

Textfigur II.



Detailbild aus dem Follikel der Textfigur I, jedoch dem Nachbarschnitt entnommen. Cumulus ovigerus, vom Liquor umgeben. Massenhafte Liquorkörperchen von verschiedener Form und Größe. Vergr. 250 ×.

flüssigen Substanz handle, was noch weiter begründet werden soll. Am meisten ähneln die Dinge im Aussehen noch den Dotterkörperchen in Amphibieneiern.

Die im Brutschrank von 38° C ausgeführte Verdauungsprobe mit einem künstlichen Magensaft ergab schon nach wenigen Minuten, lange Zeit bevor sich die Flüssigkeit auf die erwähnte Temperatur hatte erwärmen können, spurlose Lösung der Körperchen, die sich somit mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit als reines Eiweiß erwiesen. Das Gerinnsel der Liquorgrundsubstanz widerstand viel länger der verdauenden Wirkung und verschwand über-

haupt nicht ganz, auch nicht bei längerer Einwirkung. Hervorheben möchte ich die Verteilung des Liquor und seiner Inhaltskörperchen. Der Liquor hatte sich in den beobachteten Follikeln im allgemeinen von der Oberfläche des Ovariums weg gegen das Zentrum zurückgezogen, dasselbe galt wiederum innerhalb des Liquorgerinnsels von den Körperchen. Die peripherstен Partien des Liquor waren oft ganz frei von den letzteren.

Eigentümlich ist es, daß längs der Innenwand der Granulosa und der Oberfläche des Discus ovigerus die Körperchen mit ihren Längsachsen parallel zueinander und zur Granulosafläche angeordnet, ja sehr oft in dieser Richtung stark in die Länge gezogen waren, wie man es auch an einer Stelle der Textfigur II deutlich bemerkt. Es entstanden auf diese Art gewissermaßen Ströme dieser geformten Elemente, welche der Wand parallel liefen. Diese Erscheinungen dünken mich für die Beurteilung der ganzen Struktur von ziemlicher Bedeutung.

Das Einzigartige des geschilderten Vorkommens macht eine Aussage über die wahre Bedeutung desselben sehr schwer. Die zuerst sich erhebende Frage ist natürlich die, ob es sich nicht um ein Kunstprodukt handle, etwa um eine besondere Gerinnungserscheinung. Nehmen wir letzteres an, so ist damit doch eine außerordentliche stoffliche Besonderheit des Orangliquors statuiert, denn es sind ja schon unzählige Male Ovarien mit konzentrierter Sublimatlösung fixiert worden, ohne daß eine ähnliche Beobachtung gemacht worden wäre. Mir scheint aber die Annahme einer bereits intra vitam gegebenen Struktur bei Weitem plausibler. Abgesehen von dem Umstande, daß Ähnliches bei gleicher Behandlung bisher nicht beobachtet wurde, ist es die Form, Größe und Verteilung der Körperchen, die mich hierzu veranlaßt. Körnige Fällungen von Eiweißlösungen haben in der Regel ein viel kleineres Kaliber, als es hier vorliegt, die Gerinnselkörnchen einer homogenen Lösung sind untereinander so ziemlich gleich groß und besitzen endlich meist Kugelgestalt. All das trifft hier nicht zu. Die Körperchen zeigen untereinander beträchtliche Größendifferenzen, besitzen häufig ansehnliche Dimensionen (Größe eines Granulosakernes) und weichen oft von der Kugelgestalt in verschieden hohem Grade ab. Würden endlich die Körperchen durch einen Gerinnungsproceß in dem Liquor erst bei der Fixierung entstehen, so wäre nicht einzusehen, warum sie in den der Oberfläche zugewandten Partien des Gerinnsels fehlen, sie müßten dann allenthalben gleichmäßig verteilt sein. Der Umstand aber, daß sie sich besonders stark in den innersten Teilen der

Follikelhöhle anhäufen, und daß sie in der Nähe der Wand eine Verzerrung in der Längsrichtung beziehungsweise eine Abplattung aufweisen, spricht dafür, daß das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit eine Art Verschwemmung der bereits vorhandenen körperlichen Gebilde (ähnlich der bekannten „Chromatinverschwemmung" in schlecht fixierten Kernen hervorgerufen habe und daß die in der Flüssigkeit flottierenden Tropfen in der Nähe der Wand durch den hier herrschenden größeren Reibungswiderstand und infolge ihrer zähweichen Konsistenz in die Länge gedehnt wurden, bevor die Gerinnung eintrat. Mit Rücksicht auf diese Deutung erscheint es bemerkenswert, daß diese Längenverzerrung nur an den größeren Elementen stattfindet, während die kleineren (offenbar infolge ihrer größeren Oberflächenspannung) von derselben nicht betroffen werden. Alle diese Argumente scheinen mir wohl das intravitale Vorhandensein der Liquorkörperchen wahrscheinlich zu machen, jedenfalls wäre eine einwandfreie Feststellung, etwa durch Untersuchung des frisch dem Kadaver entnommenen Liquors ohne irgend welchen Zusatz erwünscht und von einzig entscheidender Bedeutung. Dies sei denen, die in der Lage sind, dieses einfache Experiment bei Gelegenheit anzustellen, empfohlen.

Über die Art der Entstehung der Liquorkörperchen kann ich nichts Sicheres aussagen, doch glaube ich, daß sie dieselbe Entstehung haben wie der Liquor überhaupt, daß sie vielleicht eine mit der eigentlichen Liquorflüssigkeit nicht mischbare oder sich im Verlaufe der Zeit aus ihm entmischende Substanz darstellen. Daß dann hier offenbar zwei verschiedene Substanzen von einem und demselben Element, der Granulosazelle, geliefert werden müßten, kann den nicht wundernehmen, der weiß, daß die Granulosazellen auch sonsthin (wir kommen selbst im weiteren Verlaufe darauf zurück) recht verschiedene Produkte liefern können.

Es liegt nahe, und die Frage wurde von verschiedenen Seiten gelegentlich eines Vortrages an mich gerichtet, an einen cellulären Ursprung der Körper insofern zu denken, als sie durch Degeneration von abgelösten Granulosazellen entstanden sein könnten. Dafür liegen jedoch keine Anhaltspunkte vor. Ich fand zwar, so wie in den Ovarien vieler anderer Tiere, auch hier ab und zu einzelne abgelöste Granulosaelemente im Liquor, doch waren sie so gering an Zahl und zeigten so abweichende Charaktere und keinerlei Übergangsstadien zu den homogenen Tropfen, daß ich die angedeutete Möglichkeit für vollkommen ausgeschlossen halte. Ebenso wenig glaube ich Anlaß zu haben, die geschilderte Erscheinung auf

irgend welchen pathologischen Prozeß zurückzuführen. Von sehr geschätzter Seite wurde mit Hinblick auf die eigentümliche keulenförmige Gestalt des *Cumulus oophorus* in dem von mir zur Abbildung gewählten Follikel gefragt, ob hier nicht eine Ablösung von Granulosazellen in großem Maßstabe stattgefunden haben könne, die einerseits die Form des Cumulus bewirkt, andrerseits das Material für die Körperchen geliefert hätte. Darauf bemerke ich, daß die Keulenform des Discus hier nur eine scheinbare ist, es handelt sich in Wirklichkeit um den Anschnitt eines ganz normal gestalteten Follikels, zu dessen Cumulus, der in der Mitte getroffen wurde, von unten her (im Schnitte) eine cristaartige Erhebung des Granulosaepithels hinzog. Ich wählte diesen Follikel wegen der besonders schönen Eizelle und der guten Übersicht über den geformten Liquorinhalt zur bildlichen Darstellung aus und bemerke, daß ich zahlreiche Follikel in meinen Präparaten finde, die in bezug auf den Discus ovigerus ein vollkommen gewöhnliches Aussehen zeigen.

2. Zur Frage der Herkunft der Zona pellucida.

Im Ovarium des Orang machte ich ferner eine zweite auffallende Beobachtung, deren in der Literatur nur selten und kaum in dem hier vertretenen Sinne Erwähnung gemacht wird. Es handelt sich, wie ich vorausschicken möchte, um das Vorhandensein eigener, kleiner, offenbar nicht zum Ei gehöriger Kerne, oder besser, Zellen an der Oberfläche des Eies unterhalb der Zona pellucida. Das Vorkommen von Kernen an dieser Stelle wurde in der älteren Literatur mehrfach berichtet und in verschiedenster Art gedeutet. Ich glaube, daß gerade mit dem Substrat dieser älteren Angaben meine Fälle nichts zu tun haben und muß mich auch mangels eigener Erfahrung einer Beurteilung der ersteren enthalten. So hat schon Pflüger innerhalb der Zona und an der Eioberfläche Zellen beschrieben („Spundzellen", „Nagelzellen"), die er als einwandernde Elemente deutete und in Zusammenhang brachte mit einem Absterbevorgang des Eies. Lindgren beschreibt Ähnliches und faßt es in dem Sinne auf, daß es sich um einen im Jugendzustand des Follikels sich abspielenden, der Ernährung des Eies dienenden Prozeß handle. Dabei wird eine Beziehung zur Hisschen Parablastlehre wahrscheinlich gemacht. Wagener beschreibt gleichfalls das Eindringen von Elementen der Granulosa durch die Zona und ist geneigt, den Vorgang mit einem Zerfallsprozeß im Ei in Zusammenhang zu bringen, wenn er auch die Möglichkeit der Lindgrenschen Annahme nicht völlig ausschließt. Auch

H. Virchow und Petitpierre machen ähnliche Beobachtungen. Man muß zugeben, daß in den hier angeführten Fällen ein wirkliches Eindringen von Granulosazellen (oder vielleicht noch eher von Wanderzellen), und zwar im Zusammenhang mit einem degenerativen Prozeß im Ei im höchsten Grade wahrscheinlich ist. In diesem Sinne äußert sich auch Nagel. Eine solche Annahme trifft jedoch für die von mir zu schildernden Zustände nicht zu. Aus der Literatur kann ich nur eine aus der jüngsten Zeit stammende Andeutung mit meinem Funde vergleichen. Sie rührt von Waldeyer her und findet sich in dem Artikel „Geschlechtszellen" im Hertwigschen Handbuch der Entwicklungsgeschichte (I. Band, I. Teil, 1. Hälfte). Hier steht auf pag. 255 die Abbildung eines frischen menschlichen Eies, dessen Kontur dicht unter der Zona zwei flache Gebilde anliegen, die vom Autor als „subzonale Kerne" bezeichnet werden, und die entweder als Wanderzellen oder (im Anschlusse an Kohlbrugges Beobachtungen am Knochenfischei) als eingedrungene Follikelzellen gedeutet werden könnten. Auf pag. 330 befindet sich nochmals eine Abbildung eines frischen menschlichen Eies, das gleichfalls eine Mehrzahl derartiger „subzonaler Kerne" aufweist. Die Bilder selbst, vor allem das zweite, sind meiner Ansicht nach nicht imstande, die Kernnatur dieser Gebilde mit unbedingter Sicherheit zu erweisen, doch glaube ich, gerade mit Rücksicht auf meinen Fund, die Waldeyersche Deutung unterstützen zu können.

Das, was mir vorlag, will ich, um dieser Übereinstimmung willen, im Anschlusse an Waldeyer gleichfalls subzonale Kerne oder noch besser subzonale Zellen benennen. Ich fand sie hauptsächlich in jungen Follikeln, die bereits ein kubisches oder zylindrisches, noch einschichtiges Granulosaepithel und die erste Anlage einer Zona hatten (Fig. 16 und 17). Hiermit liefere ich auch einen Beitrag zu der vielfach diskutierten Frage nach der Zeit des ersten Auftretens der Zona, indem ich feststelle, daß dasselbe sehr frühzeitig stattfindet. Wir sehen in Figur 17 rechts unten nach innen von der Zona einen länglichen Kern, in dessen Umgebung eine spindel- (richtiger linsen-) förmige Anhäufung von dichterem Protoplasma der Zona-Innenfläche sich anschmiegt. In Figur 16 sehen wir sogar rechts oben zwei derartige Kerne in enger Nachbarschaft zueinander und in sonst gleichen Beziehungen. Es liegt mir vor allem anderen daran, den histologischen Charakter dieser Zellen festzustellen. Diesbezüglich kann ich bestimmt versichern, daß von Wanderzellen irgendwelcher Art nicht die Rede sein kann. Die Kerne der Wanderzellen in dem gleichen Präparat (Lymphzellen etc.) haben eine ganz

andere, dichtere Struktur, Gestalt und Färbbarkeit, sie erscheinen intensiv dunkel schwarzblau gefärbt, während die hier vorliegenden Kerne, nur mäßig stark gefärbt, ein deutliches Chromatingerüst zeigen und in jeder Beziehung (mit Ausnahme der wohl durch ihre Lage bedingten etwas platten Form) den nächstgelegenen Granulosazellen gleichen. (Auch ein Vergleich mit den bindegewebigen Stromazellen des Ovariums ergibt keine Übereinstimmung.) So kommen wir zu der Annahme, die wohl von Anfang an die nächstliegende war, daß diese Zellen identisch sind mit den Follikelelementen und von ihnen abstammen. Um ihre Natur und Rolle genau festzustellen, müssen wir noch einige Beobachtungen hier hervorheben.

Dort nämlich, wo solche Zellen der Zona innen anliegen, zeigt letztere eine deutliche Verdickung, die vor allem auffallend in Figur 17 zutage tritt, aber auch anderwärts mit Leichtigkeit und Sicherheit nachweisbar ist. Ja noch mehr: Die Zona des Eies von Figur 16 zeigt links unten eine sehr starke linsenförmige Verdickung, in der ein dunklerer, scharf begrenzter Körper von Ellipsenkontour eingeschlossen ist. Ich halte diesen Körper (der infolge des dunklen Drucktones in der Abbildung nicht genau ausgenommen werden kann) gleichfalls für einen derartigen „subzonalen" Kern.

Ich komme nunmehr auf jenen Punkt zu sprechen, der mich in dem vorliegenden Zusammenhang am meisten interessiert, die Frage nämlich nach der Abstammung der Zona pellucida. Stammt sie vom Ei oder vom Follikel? Ich verweise bezüglich dieser Streitfrage auf die vorliegende Literatur (vor allem v. Ebner) und betone nur, daß die neueren Autoren zur überwiegenden Mehrzahl die Herleitung der Zona vom Follikelepithel behaupten und mit zureichenden Gründen stützen, neuestens auch Russo, Regaud und Dubreuil. Namentlich die Argumente v. Ebners sind es, die ich mir gleichfalls zu eigen mache, indem ich vor allem auf die so vielfach festgestellte scharfe Abgrenzung der Zona gegen das Ei, die unscharfe zackige gegen das Follikelepithel Wert lege. Ich will übrigens dieses Argument hier nicht zu weit ausführen, da ich genötigt sein werde, bei der Schilderung meiner Beobachtungen über die „Call-Exnerschen Körper" nochmals darauf zurückzukommen.

Für jetzt ergibt sich aus dem Angeführten folgendes Resultat: Da ich die Identität meiner subzonalen Zellen mit Granulosazellen dartun konnte, da ich ferner an der Stelle, wo diese zelligen Elemente liegen, regelmäßig eine Verdickung der Zona pellucida fand,

folgt von selbst die Notwendigkeit, die Zona auf die Tätigkeit der Granulosazellen zurückzuführen. Naturgemäß muß dort, wo die Zona innen und außen von den sie erzeugenden Granulosazellen begrenzt wird, eine um so stärkere Abscheidung von Zonasubstanz stattfinden, also eine Verdickung entstehen. Das Ei selbst ist ja an diesen Stellen von dem Kontakt mit der Zona ausgeschlossen und kann um so weniger für deren stärkere Ausbildung und auch nicht für deren Entstehung überhaupt verantwortlich gemacht werden. Daß in Fig. 16 ein solcher subzonaler Keim mitten in einer Verdickung der Zona liegt, läßt sich einfach dadurch erklären, daß die betreffende Zelle eben allseitig um sich herum Zonasubstanz abschied, was auch die besondere Dicke an dieser Stelle erklären mag. Wir hätten es also hier eigentlich mit einem „intrazonalen" Kern zu tun.

Für diese Frage fällt auch eine Äußerung Köllikers ins Gewicht, der in seiner Gewebelehre, V. Auflage, pag. 552 (ich fand das Zitat bei v. Ebner) berichtet, daß sich die Zona zuerst da verdickt, wo das Follikelepithel dicker ist.

Nach all dem haben wir die „subzonalen Kerne" als Follikelelemente aufzufassen, die bei dem ersten Auftreten der Zona pellucida zufällig an deren Innenfläche zu liegen kamen und ihre zonabildende Tätigkeit hier fortsetzen. Durch die Einklemmung zwischen der Oberfläche des wachsenden Eies und die Zona haben sie im weiteren Verlaufe die geschilderte Abplattung erfahren. Die Undeutlichkeit ihrer Kernnatur in den Abbildungen von Waldeyer mag mit der maximalen Kompression durch das herangewachsene Ei zu erklären sein.

Jedenfalls wird durch meinen Fund die jetzt im Vordergrund stehende Lehre von der follikulären Abstammung der Zona pellucida um ein weiteres Argument bereichert.

3. Über die Natur der „Call-Exnerschen Körper".

Das Studium der Schnitte vom Gibbonovarium brachte mir eine Fülle von interessanten Einzelbeobachtungen, mit denen ich die Frage nach der Bedeutung und dem Ursprung der sog. Call-Exnerschen Körperchen fördern zu können glaube. Freilich trifft für das mir vorliegende Objekt der Einwand zu, daß es vielleicht nicht ganz normal sein könnte, doch verweise ich diesbezüglich auf das in der Einleitung Gesagte.

Eine detaillierte Darstellung der Gesamtliteratur über diese so strittigen Gebilde zu geben, kann ich mir wohl erlassen, da das Erforderliche schon von anderer Seite mehrfach geschehen ist (Honoré,

Schottlaender u. a., zuletzt in ausführlichster Weise von Ragnotti). Ich werde bei passender Gelegenheit auf die einzelnen Angaben und Ansichten zu sprechen kommen.

Die Call-Exnerschen Körper haben, seit man ihnen ein spezielles Interesse zuwendet, die verschiedenartigste Beschreibung, Beurteilung und Benennung erfahren, und dem, der sich ohne eigene Erfahrung in das Studium der Literatur vertieft, muß sich die Vermutung aufdrängen, daß es vielleicht Dinge von sehr differenter Bedeutung sind, die den Autoren vorgelegen haben. Auch ich kann mich, nachdem ich die Literatur kennen gelernt und einige selbständige Beobachtungen gemacht habe, dieses Eindruckes nicht ganz erwehren und kann daher auch nicht den Anspruch erheben, daß die von mir zu bringende Deutung auf sämtliche von anderen beschriebene Vorkommnisse paßt. Nicht nur mir, sondern auch manchem meiner Vorgänger ging es ebenso, weshalb wir mehrfach dem Versuche begegnen, jene kleinen oder größeren Hohlräume, Einschlüsse etc., die man (abgesehen von der Liquorhöhle) im Follikel trifft, nach bestimmten Gesichtspunkten zu klassifizieren, wovon weiter unten die Rede sein wird. Schon in den ersten hiehergehörigen Arbeiten (abgesehen von einigen älteren, nicht ganz bestimmten Notizen z. B. von Bernhardt, Wagner, Bischoff, Waldeyer) machen sich wesentliche Differenzen geltend. Call und Exner halten die von ihnen in der Granulosa des Kaninchenfollikels gefundenen Einschlüsse für Eier, wenn sie auch zugestehen müssen, keine Kerne darin gefunden zu haben. Die Autoren neigen der Ansicht zu, daß diese von ihnen als Eier angesprochenen Gebilde sich im Follikel neugebildet haben, und weisen die Möglichkeit zurück, diese Fälle etwa mit jenen zu identifizieren, wo in einem Follikel zwei wohlausgebildete Eier liegen. Unabhängig von Call und Exner beschrieb Flemming seine „Epithelvakuolen“. Sie sollen aus der Verquellung und Auflösung von Granulosazellen entstehen und gehen vielleicht schließlich in den Liquor über, von dem sie aber anfangs in ihren Reaktionen deutlich abweichen. Was die von Call und Exner gegebene Deutung der Gebilde als gewissermaßen jugendliche Eizellen betrifft, so ist eine solche in der späteren Literatur, und wohl mit Recht, nicht mehr versucht worden, doch hat man umgekehrt vielfach die in Rede stehenden Einschlüsse von Eiern (eventuell von accessorischen oder Nebeneiern) ableiten wollen. Zu denen, welche für die Herleitung aus Granulosazellen eintreten oder sie wenigstens vermuten, gehören Alexenko, Schottlaender (in früherer Zeit), Levi, H. Rabl, v. Ebner, Ragnotti. Nagel ist geneigt, in

seinen „Nährzellen“ den Ausgangspunkt zu erblicken, eine Ansicht, die neuerdings von Schottlaender zwar akzeptiert, aber auch in gewissem Sinne modifiziert wurde, indem er Nagels „Nährzellen“ als „Nebeneier“ betrachtet. Durch diese Annahme von Nagels Standpunkt schließt Schottlaender ein Kompromiß mit seiner früheren, sich an Flemming anlehnenden Äußerung bezüglich der Herleitung der Call-Exnerschen Körper aus Granulosazellen. Auch Russo nimmt einen zelligen Ursprung an; einzelne Granulosazellen sind die ersten Anlagen der Call-Exnerschen Körper, sie bilden ein Centrum, um das sich andere Granulosazellen anordnen. Die Substanz der Call-Exnerschen Körper entsteht durch Auflösung der centralen Zellen, dazu kommt noch das spezifische Sekretionsprodukt der umliegenden Zellen in Gestalt von intensiver färbbaren Körnchen. Russo nimmt also einen vermittelnden Standpunkt zwischen der Ansicht von der cellulären und der von der intercellulären Entstehung ein. Ferner gibt er an, daß schließlich die Substanz der Call-Exnerschen Körper in den Liquor übergehe.

Manche Autoren sehen sich veranlaßt, aus der Gruppe der Call-Exnerschen Körper gewisse Dinge auszuscheiden. So unterscheidet v. Ebner: 1. Hohlräume, die mit einer vom Liquor verschiedenen Substanz erfüllt sind als Call-Exnersche Körper von 2. solchen, die mit gewöhnlichem Liquor gefüllt sind, die meist gegen Ende des Follikelwachstums auftreten und zur Bildung der sog. Retinacula Anlaß geben. Ragnotti unterscheidet gleichfalls zweierlei Granulosaeinschlüsse: 1. Degenerierte Eier, 2. echte Call-Exnersche Körper (corpi di Call ed Exner veri e propri). Ragnotti schließt also, wie wir sehen, den Ursprung der Körperchen aus Eiern aus, schon daraus können wir erkennen, daß nicht von allen Autoren dasselbe gesehen und gemeint worden ist. Die echten Call-Exnerschen Körper entstehen nach Ragnotti durch hyaline Degeneration von Follikelzellen und treten nicht vor dem Erscheinen des Liquor folliculi auf. Janosik wieder erklärt die Call-Exnerschen Körper für kleine Hohlräume mit gewöhnlichem Liquor, dieselben würden also unter die von v. Ebner sub 2. angeführten Gebilde gehören.

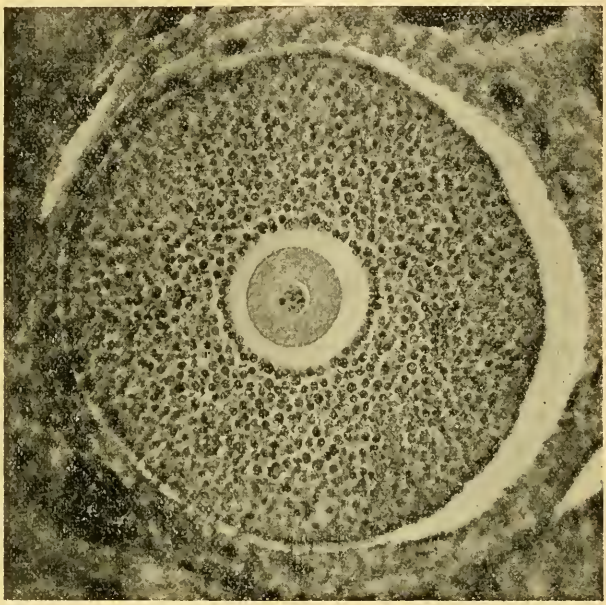
Diesen Autoren, welche die Call-Exnerschen Körper aus Zellen entstehen lassen, gegenüberzustellen sind jene, welche eine Bildung aus intercellulär abgeschiedener Substanz, also eine Art Sekretion oder Transsudation, annehmen. Als Begründer dieser Anschauung ist Honoré zu nennen, ihm sind in neuerer Zeit Limon,

Regaud und Dubreuil gefolgt. Alle diese Autoren stimmen darin überein, daß es sich hier um Massen einer besonderen Substanz handle, welche durch die Tätigkeit der Granulosazellen entsteht und zwischen die Zellen abgeschieden wird. Ich will gleich vorausschicken, daß auch ich mich im allgemeinen zu dieser Ansicht bekenne, wenn ich auch, für gewisse Fälle wenigstens, die Teilnahme cellulärer Elemente ausdrücklich betonen muß. Aber der wesentliche und primäre Vorgang ist der einer intercellulären Abscheidung. Strenge betonen muß ich jedoch, daß meine Stellungnahme lediglich auf den Befunden am Gibbonovarium beruht und daß ich nicht anstehe, auch andere Bildungsmodi als möglich zuzugeben. Doch wäre es in einem solchen Falle dringendes Erfordernis, eine exakte Klassifikation aller hier in Betracht kommenden Bildungen vorzunehmen und vor allem auch endgültig festzustellen, welchen unter ihnen der Name „Call-Exnersche Körperchen" gebührt. Da die von mir zu schildernden Dinge mehrfach morphologisch mit dem vollkommen übereinstimmen, was von verschiedenen Autoren mit diesem Namen bezeichnet worden ist, so stehe ich nicht an, von dieser Bezeichnung den ausgedehntesten Gebrauch zu machen.

Das meiner Untersuchung zugrunde liegende Gibbonovarium war ungemein reich an Follikeln jedes Entwicklungsstadiums und von normaler Beschaffenheit; außer diesen aber fanden sich eine Menge von Follikeln, die man zum mindesten als atypisch, wenn nicht als in Wirklichkeit pathologisch bezeichnen muß. Ich habe bereits eingangs betont, daß ich das Wesen dieser abweichenden Erscheinungen hauptsächlich als eine Steigerung gewisser normaler Vorgänge (des Stoffwechsels?) aufzufassen geneigt bin und will diese Ansicht des weiteren ausführlich begründen. Mit den in der Literatur vielfach beschriebenen Formen der Follikelatresie, Follikeldegeneration etc. haben diese Bilder keinerlei Ähnlichkeit. Es mangeln ihnen (mit gewissen geringen Ausnahmen) völlig die Erscheinungen der Kern- und Zelldegeneration (Chromatolyse, Karyopyknose, Leukocyteneinwanderung etc.), im Gegenteil, das Granulosaepithel speziell hat in weitaus den meisten Fällen einen durchaus normalen Charakter. Es fällt mir aber nicht ein, hiemit ausdrücken zu wollen, es hätten die vielen in so auffallender Weise veränderten Follikel etwa noch ein normales Schicksal vor sich gehabt. Dazu scheint mir denn doch die Art und der Grad der Abweichung bereits zu groß. Nur konnte ich eben über das weitere Schicksal dieser Follikel nichts erfahren, und zwar, wie ich glauben möchte, aus folgendem Grunde: Die ganz großen Follikel boten ein Aussehen dar,

das ich durchwegs als normal oder nahezu normal bezeichnen darf. Ich denke mir, daß die Entwicklung derselben bereits in hohem Grade fortgeschritten resp. abgeschlossen war zu der Zeit, als sich an dem Tiere die üblen Einwirkungen der äußeren Verhältnisse (Gefangenschaft, Siechtum) geltend zu machen begannen und eine wesentliche Beeinflussnng durch diese Umstände nicht mehr möglich war. Das massenhafte Vorkommen von kleineren abnormen Follikeln hingegen läßt es mir als höchst wahrscheinlich gelten, daß es in erster Linie die seinerzeit vorhandenen, noch jugendlichen Ent-

Textfigur III.



Größerer Follikel, noch ohne Liquorhöhle. Ei mit sehr dicker Zona pellucida. Gibbon. Vergr. 175×.

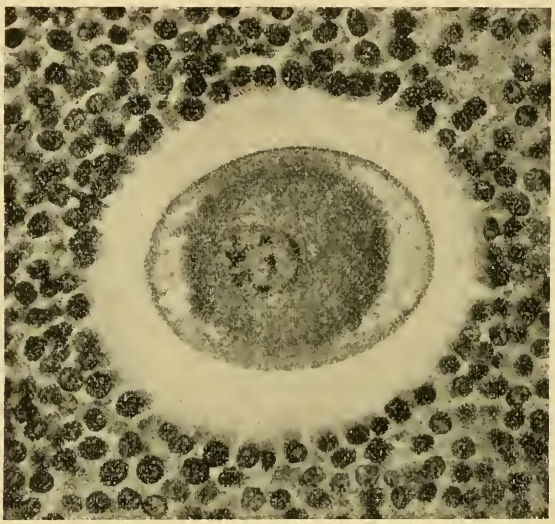
wicklungsstadien waren, welche ungünstig beeinflußt wurden. Der inzwischen eingetretene Tod des Individuums hatte zur Folge, daß der Prozeß sich nicht bis zu Ende abspielen konnte und daher nur gewisse, für unsere Zwecke aber höchst wertvolle Initialstadien eines degenerativen Prozesses zur Beobachtung gelangen konnten.

Nur auf diese Weise kann ich mir die durch mannigfaltige Übergänge dargestellte, jedoch nur bis zu einem gewissen Punkte verfolgbare Reihe von abnormen jugendlichen Follikeln neben einer großen Anzahl normal aussehender, reifer oder fast reifer Follikel befriedigend erklären.

Vor Eingehen auf die Schilderung der Befunde will ich nur noch betonen, daß in dem Ovarium eine geringe Zahl kleiner Corpora lutea, sowie eine größere stark pigmentierte Stelle, die vielleicht einem alten „Corpus nigrum“ entsprach, zu finden waren. (Auf letzterwähnte Stelle machte mich bei Durchsicht von einigen Schnitten Herr Prof. Schottlaender freundlichst aufmerksam.)

Ich beginne am besten mit der Betrachtung der Eizellen aus normalen ausgewachsenen oder wenigstens weit fortgeschrittenen Follikeln. Wie die Textfiguren III, IV, V, die Tafelfiguren 8, 14 und 15 lehren, zeichnen sich diese Eier durch den Besitz einer

Textfigur IV.

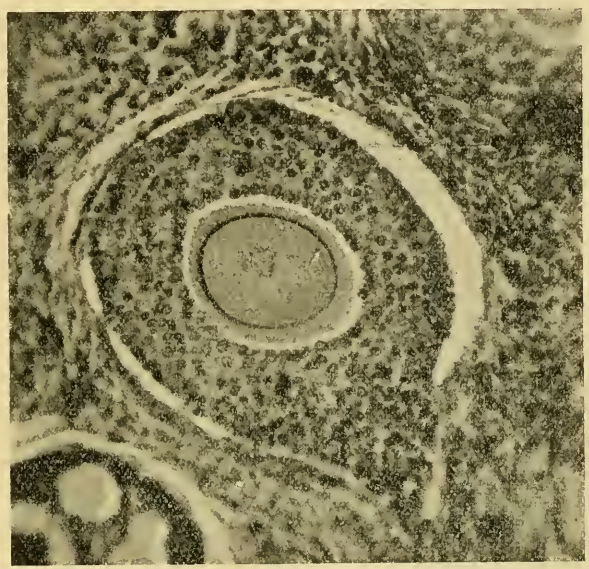


Ei aus einem großen Follikel mit sehr dicker Zona pellucida. Gibbon. Vergr. 470 ×.

auffallend dicken Zona pellucida aus, deren Dicke in den extremsten Fällen jene Maße deutlich übertrifft, die mir von anderen Säugern bekannt sind. Die Zona macht auf meinen Präparaten den Eindruck einer homogenen, weichen, quellungsfähigen Substanz. Für die Untersuchung jener feinen Strukturen, wie sie von Russo, Regaud und Dubreuil beschrieben worden sind. erwiesen sich meine Präparate, wohl infolge ihrer Konservierung, als ungeeignet. Bei der Differenzierung nach Eisenhämatoxylinbehandlung entfärbte sich die Zona rasch, so daß sie auf normalen Präparaten dieser Art licht erschien. wie dies ja auch aus den Abbildungen hervorgeht. Mit Orange färbte sie sich rasch und intensiv. Sowohl dort, wo sie ungeschrumpft

war (z. B. Textfig. IV), als auch in mehr oder weniger geschrumpftem Zustande (Tafelfig. 14 und 15) konnte man ihren glatten, der Eioberfläche anliegenden Innenkontur, sowie den unregelmäßigen, mit Zacken zwischen die Granulosazellen eindringenden Außenkontur feststellen, ein Verhältnis, das ich mit v. Ebner unter anderem zugunsten ihrer Herleitung von den Granulosazellen deute. In Figur 14 erscheint die Zona in auffallender Weise nicht überall gleich dick, was vielleicht mit dem sehr fortgeschrittenen Zustand des Follikels resp. Eies (man achte auf das

Textfigur V.

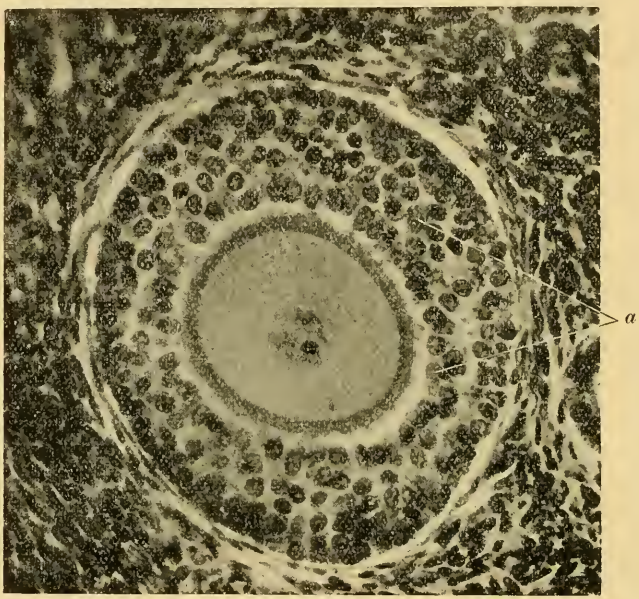


Ein Follikel mit ziemlich dicker Zona pellucida, deren innerste Schichte durch Eisenhämatoxylin intensiv geschwärzt ist. Zackiger Außenkontur der Zona. Gibbon. Vergr. 240 ×.

oberflächlich gelagerte, knittrig konturierte Keimbläschen, das möglicherweise sich zur Richtungsspindel umzuwandeln im Begriffe steht) und mit einem damit einhergehenden Erweichungszustand ihrer Substanz erklärt werden kann. Die innerste Schichte der Zona erscheint von etwas dichterer Beschaffenheit, wenigstens wird daselbst der Eisenhämotoxylinlack zäher festgehalten (vgl. Textfig. V und Tafelfig. 8). In vielen Fällen konnte man zarte radiäre Streifen, deutliche Fortsetzungen der umgebenden Granulosazellen, die Zona senkrecht durchdringen sehen, ein Verhalten, für dessen Darstellung indes die hier angewandte Vergrößerung nicht ausreichend ist.

Im Zusammenhange mit den später zu schildernden Bildern scheint es mir am Platze, die Frage aufzuwerfen, ob wir in der außerordentlichen Dicke der Zona eine spezifische Eigentümlichkeit des Gibbons zu erblicken haben oder ob sie eine Abweichung von der Norm bedeute. Ich stehe nicht an, die letztere Möglichkeit zuzugeben, zumal ich zeigen werde, daß ich als den wesentlichen Punkt in den hier vorliegenden abnormen Prozessen eine gesteigerte Bildung von Zonasubstanz betrachte. Ich schließe es also nicht aus, daß wir bereits hier an den als normal bezeichneten Elementen

Textfigur VI.



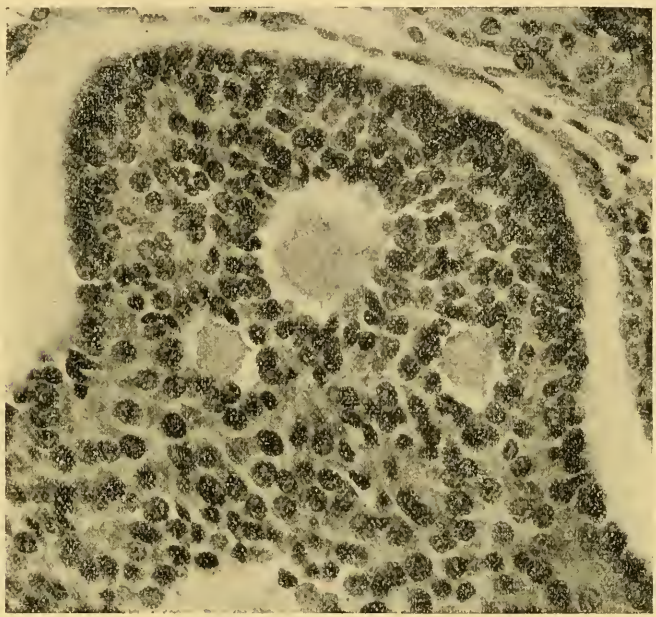
Ein junger Follikel mit zwei CALL-EXNERschen Körpern *(a)*, beide etwa von der Größe eines Granulosakernes. Zackiger Außenkontur der Zona. Gibbon. Vergr. 410×.

eine Spur jener allgemeinen Störung anzunehmen hätten. Jedenfalls müssen wir es als vorläufiges Ergebnis festhalten, daß hier eine im Vergleiche zu anderen Ovarien stärkere Neigung zur Bildung von Zonasubstanz vorherrscht.

In der Granulosa zahlreicher Follikel (ich glaube bei genauer Durchforschung der Serie hätte keiner sich als frei davon erwiesen) fanden sich nun in wechselnder Zahl und Größe vacuoläre Einschlüsse mit einem Inhalte, der vom Liquor folliculi färberisch und morphologisch deutlich abstach. Wir müssen sie wohl unter die

Gruppe der Call-Exnerschen Körperchen aufnehmen. In den normalen Follikeln überschritten sie eine gewisse Maximalgröße nicht. Von dem Umfang einer einzigen Granulosazelle (Textfig. VI bei *a*. VII, Tafelfig. 8) bis zu etwa dem 5- bis 10fachen Durchmesser einer solchen gab es alle Übergänge. Gelegentlich, vor allem dann, wenn keine Schrumpfung eingetreten war, markierte sich deutlich ein Kranz von radiär gestellten Granulosazellen um das Körperchen. (Tafelfig. 8.) Die geschrumpften Gebilde dieser Art zeigten oft gegen das Granulosaepithel deutlich zackig ausgezogene Konturen.

Textfigur VII.



Ein lappenförmiger Fortsatz eines größeren Graafschen Follikels mit drei kleinen, etwas geschrumpften Call-Exnerschen Körpern. Gibbon. Vergr. 470 ×.

In Färbbarkeit und optischer Beschaffenheit stimmte die Substanz der Körperchen mit der der Zona pellucida anscheinend vollkommen überein. In Eisenhämatoxylinpräparaten erschienen sie licht, mit Orange färbten sie sich intensiv, während der Liquor ein tiefschwarzes Gerinnsel von ziemlich grob-balkigem Bau darstellte (vgl. Tafelfig. 14, wo in den beiden oberen Ecken Liquor vorhanden ist). Solche Call-Exnersche Körperchen fanden sich oft auch in unmittelbarer Nachbarschaft der Zona, höchstens durch eine geringe Schrumpfungslücke von derselben getrennt (Textfig. VI).

Wie man gemerkt haben wird, bestrebe ich mich hier schon, die stoffliche Identität von Zona pellucida und Call-Exner-schen Körperchen darzutun, die folgenden Befunde werden dieser Ansicht starke und kaum zu widerlegende Stützen gewähren. Ich will zu diesem Zwecke jene Reihe von Zuständen schildern, der ich oben Erwähnung getan habe.

Die Tafelfigur 1 stellt einen noch jugendlichen Follikel dar, dessen Granulosa bereits mehrschichtig geworden ist. Das Ei liegt exzentrisch und zeigt in Größe und Bau noch vollkommen den Charakter des Eies im Primärfollikel (wir wollen hiefür den Ausdruck Primordialzustand verwenden). Das Zentrum des Follikels nimmt ein Call-Exnerscher Körper von ansehnlicher Größe ein. Fig. 2 zeigt einen ähnlichen Zustand, nur ist hier das Ei ausnahmsweise zweikernig und auffallenderweise, ähnlich wie im Primärfollikel, von einer besonderen Schichte flacher Zellen umgeben, die gegen die übrige Granulosa ziemlich scharf abgesetzt ist. In dem hier unregelmäßiger gestalteten Call-Exnerschen Körper sind Andeutungen eines intensiver färbbaren Balkenwerkes zu erkennen. In Figur 3 ist der Einschlußkörper sehr groß und enthält eine Anzahl mit Kernfarbstoffen stärker oder schwächer tingierbarer Kugeln oder Tropfen. Das Ei ist peripheriewärts verdrängt und befindet sich im Primordialzustand. Der Schnitt der Figur 4 enthält einen größeren, im Innern leicht balkig struierten Einschlußkörper von unregelmäßiger Form, in einem besonderen Hohlraum einen zweiten, kleineren, beide durch Schrumpfung etwas verkleinert und deformiert, als unscheinbaren Appendix des ganzen Gebildes endlich ein hier wiederum zweikerniges Ei, das gegen die Theca hin nur von einer Schichte flacher Zellen umhüllt ist. In Figur 5 weist der rechte, größere Follikel vier verschieden große Einschlußkörper auf, die einander teilweise berühren und von denen der größte zahlreiche färbbare Körner oder Tropfen enthält und das an der Peripherie liegende, nach außen sogar vom Epithelüberzug entblößte, primordial beschaffene Ei um ein Vielfaches an Volum übertrifft. Endlich sind Figur 6 und 7 zwei Schnitte durch einen und denselben Follikel, der einen riesigen Einschlußkörper von netzig-balkigem Bau mit eingeschlossenen färbbaren Tropfen und außerdem ganz peripher wiederum ein Primordialei enthielt. Der Call-Exnersche Körper erinnert in seinem Bau sehr stark an den von H. Rabl in seiner Figur 10 abgebildeten.

Die hier angeführten Beispiele sind eine kleine Auswahl aus einer ansehnlichen Anzahl ähnlicher Fälle und lassen sich in ihrem

Wesen folgendermaßen definieren: In gewissen jungen Follikeln ist ein abnormer Entwicklungsprozeß eingetreten, indem eine Substanz in Form von rundlichen Massen abgeschieden wurde, die allmählich den meisten Raum für sich beanspruchen. Das Ei blieb im Wachstum zurück, wurde nach der Peripherie verdrängt, die Bildung einer Zona pellucida unterblieb vollkommen. Die abgeschiedene Substanz erscheint, zumal im Anfangsstadium, identisch mit der der Call-Exnerschen Körper der großen, normalen Follikel, sie gewinnt im Verlaufe der Massenzunahme gelegentlich eine balkige Beschaffenheit, ein Vorgang, der von anderen Autoren an den Call-Exnerschen Körperchen in gleicher Weise beobachtet wurde, z. B. von H. Rabl, Limon u. a. Ich glaube diese Körper bestimmt als Abscheidungsprodukte der Follikelzellen ansehen zu dürfen. Der Manchem vielleicht nahe liegenden Annahme, sie auf degenerierte Eier (Nährzellen Nagel, Nebeneier Schottlaender) zurückzuführen, kann ich keinerlei Wahrscheinlichkeit zubilligen. Denn einerseits habe ich trotz eifrigen Suchens in dem ganzen Ovarium niemals einen mehreiigen Follikel gefunden, andrerseits fand ich in den hier geschilderten Gebilden regelmäßig außer den Einschlußkörpern ein Ei, wenn ich es auch oft erst durch Verfolgung der Schnittserie (wie in Figur 6 und 7) nachweisen konnte. Selbst der auffallende Umstand, daß in dem Ovarium eine besonders große Zahl von zwei- und selbst dreikernigen Eiern sich fand, kann mich nicht veranlassen, an eine nachträgliche Teilung eines solchen Eies in zwei oder mehrere zu denken, die von einer Degeneration derselben bis auf eines gefolgt wäre. Denn es wäre doch ein merkwürdiger Zufall, wenn gerade in diesen atypischen Follikeln Mehreiigkeit auftreten sollte, während sie in normalen nicht beobachtet wird. Auch zeigen ja meine Bilder, daß oft genug bei Anwesenheit von mehrkernigen Eiern (Figur 2 und 4) ein oder mehrere Call-Exnersche Körper vorhanden sein können.[1]) Auch müßte es als zumindest sehr auffallend bezeichnet werden, wenn ein zugrundegehendes „Nebenei" den mehrfachen Durchmesser des im gleichen Follikel liegenden Eies erreichte; man müßte in diesem Falle eine reichliche Zufuhr von Substanz aus der Umgebung annehmen.

[1]) Näher auf die intensiv betriebene Diskussion über die Frage der mehreiigen Follikel und mehrkernigen Eier einzugehen (Stoeckel, H. Rabl, v. Schumacher und Schwarz, Honoré, Schottlaender etc.) verbietet mir meine mangelnde Erfahrung. Ich will von meinen Befunden hier nur folgendes anführen: Ich fand eine große Zahl zweikerniger, gelegentlich auch drei- und vierkerniger Eier, und zwar in Primärfollikeln.

Endlich müßten ja gerade die Anfangsstadien Spuren des Eicharakters zeigen (z. B. Fig. 1), doch ist gerade hier die größte Übereinstimmung mit den sicher nicht auf degenerierte Eier beziehbaren Einschlußkörpern der großen Follikel zu erkennen. Noch weniger ist es zulässig, die allerkleinsten Körper von der Größe nur eines Granulosakernes auf ein ehemaliges Ei zu beziehen. Daß trotzdem, und zwar gerade in den späteren Stadien und in den größten Call-Exnerschen Körpern (Figur 3, 5, 6) eine Beteiligung von Zellen wahrscheinlich ist, kommt erst sekundär in Betracht und ergibt sich aus folgendem: Ich habe auf das Vorkommen von färbbaren Tropfen bereits aufmerksam gemacht. Diese deuten ziemlich scharf auf karyolytische Vorgänge hin. Welches sind die Zellen, die da zugrunde gehen? Ich glaube, daß bei dem Wachstum der Call-Exnerschen Körper oft die zwei benachbarte Körper trennende Granulosascheidewand dehisziert und die Zellen, sei es nun unter Verschmelzung der benachbarten Körperchen oder ohne eine solche in deren Substanz hineingeraten und hier degenerativ zugrunde gehen. Auch könnten ja an der Peripherie der Körper einzelne Granulosazellen ebenso in deren Substanz hineinsinken, wie dies beim Liquor folliculi geschieht.

In den vorstehend aufgeführten Fällen sahen wir die Bildung der „Call-Exnerschen Substanz“ unabhängig vom Ei in der Granulosa sich abspielen. Ich erinnere nunmehr daran, daß ich oben die stoffliche Identität der Call-Exnerschen Körper mit der Zona pellucida behauptete und einen weiteren Beweis dafür in Aussicht stellte. Er folgt hier:

Ich konnte nämlich eine Reihe feststellen, in welcher die Abscheidung der fraglichen Substanz rings um die Eizelle

---

Zwei halbkugelförmig gestaltete Eizellen mit deutlicher Trennungslinie in einem Primärfollikel fand ich nur selten. In älteren Follikeln vermißte ich stets sowohl eine Mehrzahl von Eiern, als eine Mehrzahl von Keimbläschen in einem Ei. Das älteste Ei mit zwei Kernen fand ich in einem Follikel mit bereits zylindrischer Granulosa, die stellenweise zweischichtig zu werden begann. Manchmal schien es mir, als ob zwei solcher in einem Ei vorhandener Kerne hantelförmig verbunden wären, also auf Amitose schließen ließen, doch will ich mit Rücksicht auf den zwischen anderen, erfahreneren Autoren hierüber stattgefundenen Meinungsaustausch mich einer strikten Aussage enthalten. Über das Verschwinden der Mehrkernigkeit in älteren Follikeln kann ich nichts sagen, doch muß man bedenken, daß die älteren Follikel weniger zahlreich sind, daher auch zweikernige Eier in ihnen viel seltener sein müssen, als in den Primärfollikeln und solche vereinzelte Fälle sich leicht der Beobachtung entziehen können. Ein Zugrundegehen von Eizellen, etwa im Sinne von Schottlaenders „Nebeneiern“, kann ich hier nicht zugeben.

(daneben aber auch, obwohl in geringerem Maßstabe, in der Granulosa abseits vom Ei) stattfand, offenbar, wie der Augenschein lehrt, im Anschluß an eine bereits vorhandene Zona. Dem entspricht auch der Umstand, daß dieser Prozeß sich nicht, wie in der früheren Reihe, an ganz jugendlichen, sondern bereits in größeren, also weiter entwickelten Follikeln abspielte, in welchen auch das Ei bereits über das Primordialstadium hinaus war.

In Figur 9 sehen wir einen Follikel, dessen Ei schon ansehnlich groß und von einer Hülle umgeben ist, die auf Grund von Form und Färbbarkeit nichts anderes sein kann, als eine exzessiv entwickelte Zona. Sogar einzelne Plasmafäden scheinen hier noch die Intercellularbrücken zwischen Ei und Granulosa zu repräsentieren. Außerdem befindet sich abseits ein kleiner selbständiger Call-Exnerscher Körper, dessen stoffliche Übereinstimmung mit der Zona unter solchen Verhältnissen besonders einleuchten mußte. Auch Figur 11 zeigt ein ähnliches Bild, ja die Übereinstimmung mit einer Zona pellucida normaler Eier ist hier noch größer, trotzdem hier nach links hin ein Auswuchs erscheint, der uns einigermaßen an den in Textfigur VI sichtbaren, von der Zona aber noch getrennten Call-Exnerschen Körper erinnert, indem er einen mit der verdickten Zona sei es von Anbeginn oder erst während des weiteren Wachstums verschmolzenen Call-Exnerschen Körper darstellen könnte.

Figur 13 zeigt uns einen in der Gestalt etwas abweichenden Follikel (Einschnürung in der Mitte), der jedenfalls auch in dieselbe Kategorie gehört. Die mächtig und in bezug auf das Ei stark exzentrisch entwickelte Zonamasse ist rechts oben mit einem kleinen Auswuchs versehen, dem wir wohl dieselbe Deutung geben dürfen wie in Figur 11. Links nahe am Ei ist ein selbständiger Call-Exnerscher Körper zwischen den Granulosazellen eingeschlossen. Das Ei zeigt bemerkenswerte Abweichungen von der Norm. Es ist unregelmäßig gestaltet, das Plasma stärker färbbar, der Kern klein, wie geschrumpft. Man gewinnt unfehlbar den Eindruck einer Schädigung des Eies, vielleicht durch Herabsetzung seines Stoffwechsels infolge der mächtigen Anhäufung von Zonasubstanz. Man könnte an eine Behinderung des Saftstromes überhaupt oder an eine infolge starker Dehnung erfolgte Zerreißung der Plasmabrücken zwischen Ei und Granulosazellen denken und dieselben für die Stoffwechselstörung verantwortlich machen. In die gleiche Kategorie, wie das letzterwähnte Bild, gehört sicher auch Figur 12. Das oben in der großen Zonamasse liegende Ei ist im gleichen Sinne,

nur noch weiter verändert als das in Figur 13, außerdem sind ein paar Granulosazellen gleich ihm in der Masse eingeschlossen. Ich verweise übrigens bei dieser Gelegenheit noch auf den kleineren, linken Follikel der Tafelfigur 5, in welchem ebenfalls in der hier schon merklich verbreiteten Zona nach unten vom Ei zwei Granulosakerne eingeschlossen erscheinen. Diese zwei Kerne könnten übrigens sowohl mit Rücksicht auf ihre Lage, als auf das Entwicklungsstadium des Follikels mit den oben beschriebenen „subzonalen Kernen" des Orangs verglichen werden.

Die hier vorliegenden Bilder der Eidegeneration erinnern übrigens sehr stark an die Abbildungen des gleichen Vorganges (ohne Beteiligung der Zona), die Ragnotti in seinen Figuren 1, 2 und 3 gegeben hat, die er aber als nicht zur Gruppe der „Corpi di Call ed Exner veri e propri" rechnen will.

Einen mäßig weit fortgeschrittenen Grad der degenerativen Veränderung des Eies (wohl ein Initialstadium) erblicken wir in Figur 10. Das Ei ist noch kugelrund, der Kern hat Keimbläschencharakter, im Plasma jedoch liegen bereits färbbare chromatoide Körperchen, die auf eine degenerative, mit Abstoßung verbundene Veränderung des Chromatins schließen lassen, eine mächtig und ungleichmäßig verbreiterte Zona umschließt das Ei, links liegt ein isolierter Call-Exnerscher Körper in der hier dickeren Granulosa.

Nochmals sei hier nach Schilderung aller der mir wesentlich erscheinenden Bilder die Tatsache betont, daß von degenerativen Veränderungen in der Granulosa, vergleichbar etwa denen bei der Follikelatresie, in all den Fällen nicht die geringste Spur zu bemerken war.

Ich schreite zur Zusammenfassung meiner Resultate über die Call-Exnerschen Körper.

Unbestreitbar ist, daß die von mir beschriebenen kleinen Körper in normalen und abnormen Fällen, die ich als Call-Exnersche Körper bezeichne, einen intercellulären Ursprung haben. Ich befinde mich bezüglich dieses Punktes in Übereinstimmung mit Honoré, Limon, Regaud und Debreuil. Dafür, daß der Ausgangspunkt Zellen irgendwelcher Art wären, ließ sich kein Anhalt gewinnen. In gewissen abnorm beschaffenen Follikeln erfährt die Substanz der Call-Exnerschen Gebilde eine ganz außerordentliche Vermehrung, so daß Körper von einer die Eier vielfach übertreffenden Größe resultieren. Diese Körper entstehen auf zweierlei Art, entweder aus vom Ei isolierten Ansammlungen von entsprechender Substanz, oder aus der stark an Masse zunehmenden Zona. Die

Disposition zu letzterem Prozeß mußten wir schon in der normalerweise (?) außerordentlich dicken Zone des Eies erblicken. Dabei kann es auch zu Verschmelzungen der hyperplastischen Zona mit isoliert aufgetretenen Call-Exnerschen Körperchen kommen, oder zu Fortsatzbildungen der Zona, die im Effekt einem solchen Vorgang gleich erscheinen. Selbstverständlich müssen auch Verschmelzungen von gewöhnlichen Call-Exnerschen Körperchen angenommen werden. Endlich kann es in den so entstandenen Substanzanhäufungen zum Zerfall von darin eingeschlossenen Zellen kommen (Eizellen und Granulosazellen).

Die stoffliche Identität aller dieser Gebilde (normale Zona, hyperplastische Zona, kleine und große Call-Exnersche Körperchen) kann aus histologisch-topographischen sowie aus tinktoriellen und physikalischen Gründen nicht bezweifelt werden.

So komme ich zu einem Resultate, das in mancher Hinsicht als ein Kompromiß zwischen bisher vorliegenden und sehr differenten Anschauungen angesehen werden kann: Den ersten Anstoß zur Bildung der Call-Exnerschen Körper gibt eine intercelluläre Abscheidung der Granulosazellen (Honoré, Limon, Regaud und Dubreuil). Dieser Vorgang ist das Wesentliche und Grundlegende, ohne ihn kann ich für mein Objekt keine weiteren Veränderungen geschehen lassen. Die Beteiligung von Follikelzellen die ja von vielen Autoren als das Wesentliche betrachtet wird (Flemming, Schottlaender, Alexenko, Levi, H. Rabl, v. Ebner, Russo, Ragnotti) kann sich sekundär hinzugesellen, fehlt aber meist ganz. Das Gleiche gilt von der Degeneration von Eiern (Nagel, Schottlaender, in gewissem Sinne auch Ragnotti).

Noch sei bezüglich der stofflichen Beschaffenheit folgender Erörterung Platz gewärt:

Ein dem meinen ähnlicher Standpunkt findet sich schon in deutlicher Weise in der Arbeit von Regaud und Dubreuil vertreten und ist in weniger ausführlicher und allgemeiner Form schon in der früheren Literatur über Entstehung der Zona pellucida und des Liquor folliculi begründet, nämlich die Annahme der gemeinsamen Abstammung der Zona, des Liquor, der Call-Exnerschen Körper und der Interzellularsubstanz der Granulosazellen von diesen letzteren Elementen. Regaud und Dubreuil betonen schon gewisse chemische und färberische Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Bildungen; ich bin damit vollkommen einverstanden, will aber die Unterschiede, vor allem mit Rücksicht auf manche Angaben der früheren Literatur, noch schärfer fassen. Zwischen der Zona

und den Call-Exnerschen Körpern (wenigstens den von mir beim Gibbon beobachteten) kann ich in keinem Stadium der Entwicklung irgend eine stoffliche Differenz feststellen. Es drängt mich zu der Vorstellung, daß der Anstoß zur Entwicklung der Call-Exnerschen Körper von einem Reizzustand der Follikelzellen an gewissen Stellen ausgeht, der jenem ähnlich oder gleich ist, der die Zellen an der Eioberfläche zur Ausscheidung der Zona veranlaßt; ein solcher Zustand kann um so eher eintreten, je größer die Disposition zur Entwicklung größerer Zonamassen ist (wie z. B. im vorliegenden Falle). Es ist kaum nötig, darauf hinzuweisen, daß das Auftreten einer mit der Zona identischen Substanz abseits vom Ei in der Granulosa auch ein neues wichtiges Beweisstück zugunsten des follikulären Ursprunges der Zona darstellt.

Von der Substanz des Liquor folliculi ist die der Zona und der Call-Exnerschen Körper stets scharf unterscheidbar. Der Liquor bildet in den Präparaten ein netzig-granuläres Gerinnsel von starker Färbbarkeit (Eisenhämatoxylin!) (vgl. Fig. 14), während letztere Substanz stets ein homogenes Aussehen und durchaus anderes Färbeverhalten zeigt. Die netzige Stuktur, die in größeren Call-Exnerschen Körpern gelegentlich auftritt, und die auch in der früheren Literatur mehrfach erwähnt wird (Tafelfigur 6), hat mit dem Bau des Liquorgerinnsels keinerlei Ähnlichkeit oder Beziehung. Ich betone dies deshalb, um den Gegensatz gegen frühere Äußerungen (zuerst bei Flemming), wonach die Call-Exnerschen Körper später im Liquor aufgehen können, zu kennzeichnen.

Auch von der eigentümlichen, zwischen den Granulosazellen auftretenden, Netze und Balken bildenden Substanz, welche bei Russo, Regaud und Dubreuil eine ausführliche Darstellung findet, unterscheidet sich die unsere in scharfer Weise. Jene Interzellularsubstanz färbt sich wie der Liquor mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz (Fig. 14); ein Übergang oder Zusammenhang der Zona und der Call-Exnerschen Körper einerseits und dieses Balkenwerkes andrerseits konnte nicht nachgewiesen werden.

So komme ich dazu, den Granulosazellen, in Übereinstimmung mit Regaud und Dubreuil, die Fähigkeit zur Erzeugung sehr verschiedener Substanzen zuzuschreiben, wobei ich gegenüber jenen Autoren nur drei Sorten annehme: 1. Zona und Call-Exnersche Körperchen. 2. Liquor. 3. Interzellularsubstanz.

Über die Ursachen der wenigstens für gewöhnlich so regelmäßigen Lokalisation und Menge der verschiedenen Abscheidungen kann man natürlich nur ganz allgemeine Aussagen machen:

Die Anwesenheit des Eies bewirkt die Abscheidung der Zonasubstanz um dasselbe. Die Bildung der Call-Exnerschen Körper infolge eines analogen Reizzustandes der Follikelzellen an vom Ei entfernter Stelle bleibt zu erklären.

Die Interzellularsubstanz entsteht für gewöhnlich zwischen den massig angeordneten Granulosazellen allenthalben.

Der Liquor, als eine dünner flüssige Masse, ist anderen Einflüssen (Schwere. Oberflächenspannung etc.) mehr ausgesetzt und es könnte damit seine Anhäufung und Zusammenziehung an einer oder wenigen Stellen begreiflich gemacht werden. Vielleicht nimmt er auch, wie die Interzellularsubstanz, von allen Follikelzellen gleichmäßig den Ursprung und es erfolgt seine Ansammlung in einheitlichen Massen bloß infolge seines Aggregatzustandes. Das Vorkommen accessorischer Liquorhöhlen spricht nicht gegen diese Erklärung. Eine wesentliche Beteiligung abgelöster und sich verflüssigender Granulosazellen an der Bildung des Liquor möchte ich mit anderen Autoren ausschließen.

Literaturverzeichnis.

Alexenko N., Contribution à l'histologie normale et pathologique des ovaires de la femme. Annales de gynécologie, Vol. XXXV, 1891.

Bischoff Th. W., Entwicklungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1842.

— Entwicklung des Kanincheneies. Braunschweig 1842.

Bernhardt A., Symbolae ad ovi mammalium historiam ante praegnationem. Vratislaviae 1834.

Call E. L. und Exner S., Zur Kenntnis des Graafschen Follikels und des Corpus luteum beim Kaninchen. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien, Math.-naturw. Kl., Bd. LXXI, III. Abt., 1875.

Dubreuil G. et Regaud Cl., Sur les productions exoplastiques des cellules folliculeuses de l'ovaire chez la lapine. Verh. d. Anat. Gesellsch., XXII. Vers. zu Berlin, 1908.

v. Ebner V., Über das Verhalten der Zona pellucida zum Ei. Anatom. Anzeiger, Bd. XVIII, 1900.

— III. Band von A. Koellikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1902.

Flemming W., Über die Regeneration verschiedener Epithelien durch mitotische Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIV, 1885.

Honoré Ch., Recherches sur l'ovaire du lapin. I. Notes sur les corps de Call et Exner et la formation du liquor folliculi. Arch. de Biol., T. XVI, 1899.

— Recherches sur l'ovaire du lapin. III. Note sur les follicules de Graaf à plusieurs ovules. Arch. d. Biol., T. XVII, 1900.

Janosik J., Zur Histologie des Ovariums. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien, Math.-naturw. Kl., Bd. XCV und XCVI, 1887.

Levi G., Dei corpi di Call ed Exner. Monit. zool. Ital., Anno XIII, 1902.

— Sui corpi di Call ed Exner. Rendiconti delle adunanze dell'Accademia medico-fisica Fiorentina. Lo sperimentale, Anno LVI, 1902.

Limon M., Note sur les vacuoles de la granulosa des follicules de Graaf. Bibliographie anat., T. X, 1902.

Lindgren Hj., Über das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälen in der Zona pellucida des Säugetiereies und über die von Zeit zu Zeit stattfindende Einwanderung von Granulosazellen in das Ei. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1877.

Nagel W., Das menschliche Ei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI, 1888.

— Die weiblichen Geschlechtsorgane. In: Handbuch der Anatomie des Menschen, herausgeg. von K. v. Bardeleben, VII. Bd, II. Teil, I. Abt., Jena 1896.

Petitpierre L., Über das Eindringen von Granulosazellen durch die Zona pellucida menschlicher Eier. Dissertation, Bern 1890.

Pflüger E., Über die Eierstöcke der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1863.

Rabl H., Beitrag zur Histologie des Eierstocks des Menschen und der Säugetiere, nebst Bemerkungen über die Bildung von Hyalin und Pigment. Anat. Hefte, Bd. XI, 1898.

— Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV, 1899.

Ragnotti G., Contributo all'istologia dell'ovaja dei mammiferi. L'origine e il significato dei corpi di Call ed Exner. Annali della Facoltà di Medicina dell'Università di Perugia, Vol. II, Ser. III, 1902.

Regaud Cl. et Dubreuil G., La constitution de la zone pellucide et les relations de l'épithelium folliculaire avec l'ovule dans l'ovaire de la lapine. Comptes rendus de l'association des anatomistes, VIIe Session. Genève 1905.

Retzius G., Zur Kenntnis vom Bau des Eierstockseies und des Graafschen Follikels. In: Hygiea, Festband 1889.

— Die Interzellularbrücken des Eierstockseies und der Follikelzellen, sowie über die Entwicklung der Zona pellucida. Verhandl. d. anatom. Gesellsch., III. Vers. zu Berlin, 1889.

Russo A., Prime ricerche dirette a determinare la permeabilità e la struttura istochimica della zona pellucida nei mammiferi. Nota in Boll. Acc. Gioenia di Sc. nat., Catania 1906.

— Modificazioni sperimentali dell'elemento epiteliale dell'ovaja dei mammiferi. Memoria in Atti R. Acc. dei Lincei, Roma 1907.

— Su l'origine e su la funzione dell'apparato mitocondriale nelle cellule sessuali dei mammiferi. Nota in Boll. Acc. Gioenia di Sc. nat., Catania 1908.

— Per la costituzione della zona pellucida e la formazione del liquido follicolare dell'uovo dei mammiferi. Anatom. Anzeiger, Bd. XXXIII, 1908.

Schottlaender J., Beiträge zur Kenntnis der Follikelatresie nebst einigen Bemerkungen über die unveränderten Follikel in den Eierstöcken der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891.

— Über den Graafschen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale bei Mensch und Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLI, 1893.

— Über mehreiige Follikel und mehrkernige Eizellen. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynaekol., Bd. XXI, 1905.

v. Schumacher S. und Schwarz C., Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel. Anatom. Anzeiger, Bd. XVIII, 1900.

Stoeckel W., Über Teilungsvorgänge in Primordialeiern einer Erwachsenen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIII, 1899.

Virchow H., Durchtreten von Granulosazellen durch die Zona pellucida des Säugetiereies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIV, 1885.

Wagener G. R., Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1879.

Wagner R., Beiträge zur Geschichte der Zeugung und Entwicklung. Abh. d. math.-physik. Kl. d. kgl. bayr. Akad. d. Wissensch., München 1837.

Waldeyer W., Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

— Die Geschlechtszellen. In: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgeg. von O. Hertwig, 1. Bd., Jena 1901—1903.

Tafelerklärung.

Die Abbildungen auf der Tafel sind, wie die im Texte, durchwegs Mikrophotogramme. Fig. 1—15 beziehen sich sämtlich auf Hylobates.

Fig. 1. Junger Follikel mit drei bis fünf Zellen dicker Granulosa, das Ei im Primordialzustand, peripheriewärts verdrängt durch einen mit ihm etwa gleich großen Call-Exnerschen Körper; der letztere hat einen zackigen Kontur und ist ein wenig geschrumpft. Vergr. 470fach.

Fig. 2. Ein ähnlicher Follikel wie in Fig. 1, das Ei jedoch zweikernig und von einer Schicht flacher Zellen unmittelbar eingehüllt. Der Call-Exnersche Körper größer und von unregelmäßiger Gestalt. Vergr. 470fach.

Fig. 3. Ein ähnlicher Follikel, doch schon mit ansehnlich vergrößertem Call-Exnerschen Körper, in diesem eine Gruppe färbbarer Tropfen. Vergr. 470fach.

Fig. 4. Ein ähnlicher Follikel, doch mit zwei ziemlich stark geschrumpften Call-Exnerschen Körpern. Das Ei zweikernig und nebst einer einfachen Hülle flacher Zellen dem Follikel peripher anhängend. Vergr. 410fach.

Fig. 5. Links ein kleiner Follikel mit excentrisch stark verdickter Zona pellucida, die nebst dem Ei noch zwei Granulosakerne (subzonale Kerne?) einschließt. Rechts ein Follikel mit wenigstens vier Call-Exnerschen Körpern, einer davon sehr groß, und zahlreiche färbbare Tropfen enthaltend. Vergr. 250fach.

Fig. 6 und 7. Zwei Schnitte durch einen und denselben Follikel. Fig. 6 enthält einen großen Call-Exnerschen Körper von balkigem Bau, mit einzelnen färbbaren Tropfen; Fig. 7 zeigt das Ei. Vergr. 470fach.

Fig. 8. Ein weiter fortgeschrittener Follikel mit normalem Ei. Äußerer Kontur der Zona zackig, innere Schicht der Zona durch Eisenhämatoxylin gefärbt. Links vom Ei, der Follikeloberfläche näher, ein kleiner Call-Exnerscher Körper mit radiär herumgestellten Granulosazellen. Vergr. 215fach.

Fig. 9. Ein Follikel mit etwa zwei bis sieben Zellen dicker Granulosa. Die Zona mächtig und ungleichmäßig verdickt. Rechts unten, entsprechend der dicksten Stelle der Granulosa ein kleiner runder Call-Exnerscher Körper. Vom Ei gehen, besonders deutlich nach unten, einzelne zarte Streifen aus (Intercellularbrücken?). Vergr. 470fach.

Fig. 10. Ähnlich dem Follikel der Fig. 9, jedoch im Ei Andeutungen einer degenerativen Veränderung in Gestalt von chromatoiden Schollen im Plasma. Links ein kleiner Call-Exnerscher Körper. Vergr. 470fach.

Fig. 11. Ähnliches Bild, doch die Zona nach links mit einem großen Fortsatz versehen, der vielleicht ein mit der Zona verschmolzener Call-Exnerscher Körper ist. Vergr. 400fach.

Fig. 12. Ein weiter fortgeschrittenes Stadium des Prozesses, der in Figg. 9, 10 und 11 geschildert ist. Sehr großer Call-Exnerscher Körper (= excessiv verbreitete Zona), darin excentrisch oben die degenerierte Eizelle, daneben eine Anzahl Granulosazellen. Zackiger Kontur des Call-Exnerschen Körpers. Vergr. 470fach.

Fig. 13. Ein eigentümlich eingeschnürter Follikel. Das Ei deformiert und in Degeneration begriffen, die Zona stark excentrisch entwickelt, nach rechts oben mit einem kleinen Call-Exnerschen Körper zusammenhängend. Links vom Ei ein selbständiger kleiner Call-Exnerscher Körper. Vergr. 340fach.

Fig. 14. Ei mit Umgebung aus einem großen Graafschen Follikel. Oben am Rande dunkel gefärbtes Liquorgerinnsel. Das Keimbläschen im Ei oberflächlich gelagert, von unregelmäßiger Gestalt, Zona ein wenig excentrisch verdickt. Zwischen den Granulosazellen sieht man die „Intercellularsubstanz" in Form von schwarzen Balken und Körnern. Vergr. 470fach.

Fig. 15. Ein anscheinend normales Ei zur Demonstration der Zonadicke. Zackiger Außenkontur der Zona. Vergr. 470fach.

Fig. 16 und 17. Junge Follikel vom Orang mit einschichtigem kubischem bis zylindrischem Epithel. In Fig. 16 rechts oben zwei subzonale Kerne, ihnen entsprechend eine Verdickung der Zona. Links unten eine starke Verdickung der Zona, einen dunklen Körper, wahrscheinlich einen Kern, enthaltend. In Fig. 17 rechts unten ein subzonaler Kern mit deutlichem Plasma und entsprechender Zonaverdickung. Vergr. 470fach.

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

Das ursprüngliche Hinterende einiger Rhynchobothrienketten.

Von

Prof. Dr. Theodor Pintner.

(Mit 2 Tafeln.)

Die „Argo", das Boot der k. k. Zoologischen Station in Triest, führte, veranlaßt vom „Verein zur naturwissenschaftlichen Erforschung der Adria" in Wien, u. a. im Hochsommer des Jahres 1904 eine Reihe von Fahrten im Golfe von Triest aus. Professor C. J. Cori, der sie leitete, hatte bei dieser Gelegenheit schöne Entoparasiten gesammelt und nach der Schüttelmethode von Looss sorgfältig konserviert, und zwar ausschließlich in Formol.

Der ausgezeichnete Zustand des Materials, das in dankenswerter Weise mir zur Bearbeitung überlassen wurde, reizte zu eingehenderer Untersuchung, und ich wählte zu dieser zunächst die zahlreich vorhandenen Exemplare von *Rhynchobothrius ruficollis* (Eysenhardt).

In großer Menge fanden sich unter ihnen Individuen, die noch die primäre Endproglottis besaßen. Sie waren sehr schön gestreckt und zeigten infolge der trefflichen Konservierung die typische Form (Fig. 1).

Über das ursprüngliche Endglied der Kette nun, und insbesondere über das Verhalten des exkretorischen Apparates in ihm soll hier zunächst berichtet werden.[1])

Das Endglied besitzt eine breitere Vorderhälfte und eine viel schmälere hintere in Form eines, von der Fläche gesehen, zungenartigen Schwanzanhangs (Fig. 1). Beide Hälften des Gliedes sind nicht etwa durch eine Trennungszone, wie sie zwischen je zwei Gliedern liegt, voneinander geschieden, sondern gehen stetig in einander über. Nur in der vorderen Hälfte des Endgliedes finden

[1]) Vgl. hierher 06 Pintner.

sich Sexualorgane, die hier auch volle Reife erlangen.[1]) Sie enden hinten mehr oder weniger scharf und geradlinig quer abgegrenzt etwa in jener Zone des Gliedes, in der sich die breitere Vorderhälfte in die Schwanzregion ziemlich plötzlich verschmälert. Im Schwänzchen, das analog[2]) wie bei einer Gruppe der Digenea unter den Trematoden kurz als Appendix bezeichnet werden mag, finden sich keine Sexualorgane, sondern neben den Schichten des Körpers und dem Nervensystem hauptsächlich der Endabschnitt des exkretorischen Apparates.

Für die Größenverhältnisse der letzten Glieder bei 4 Beispielen erhielt ich die in der folgenden Tabelle zusammengestellten Zahlen, unter denen die zu demselben Individuum gehörigen stets an gleicher Stelle stehen:

In μ	Drittletztes				Vorletztes				Letztes Glied, ganz			
Länge:	310,	575,	530,	442 •	310,	620,	620,	530 •	884,	1105,	1414,	1460 •
Breite:	580,	751,	800,	972 •	580,	751,	751,	930 •				

	Letztes Glied, Vorderhälfte				Letztes Glied, Appendix			
Länge:	354,	751,	751,	970 •	530,	354,	663,	490 •
Breite:	530,	575,	663,	884 •	310,	270,	354,	354 •

Man kann also etwa sagen: das Endglied in ausgestrecktem Zustande wird zwei- bis über dreimal so lang als das vor- und drittletzte. Die Vorderhälfte dieses primären Endgliedes, etwa quadratisch, bleibt durchwegs in der Breite hinter den beiden vorhergehenden Gliedern zurück. Sein hinterer Teil ist je nach den verschiedenen Kontraktionszuständen kaum halb bis fast doppelt so lang als der vordere und kaum halb bis etwas über halb so breit. Auch läßt sich sagen: je jünger die ganze Kette ist, der das Endglied zugehört, desto mehr überwiegt der Appendix gegenüber der vorderen Gliedhälfte; je älter die Kette, desto mehr ist das Umgekehrte der Fall.

Nach der sehr wechselnden Gestalt, die er an den konservierten Individuen zeigt, sowie nach den Erfahrungen, die ich über den

[1]) Es sei hier, mit Rücksicht auf die Auseinandersetzungen bei 94—00 Braun pag. 1222 besonders betont, daß tatsächlich die volle Reife, mit Eiern im Uterus, eintritt.

[2]) Mit diesem Worte soll hier über bloße Analogie oder wirkliche Homologie dieser beiden Fälle vorläufig nichts entschieden werden, da ich demnächst bei einer eingehenden Beschreibung von *Rhynchobothrius linguatis* auf diese Verhältnisse näher zu sprechen komme. Mit Rücksicht auf 07 Looss, pag. 72—79, dessen morphologischen Auseinandersetzungen ich völlig zustimme, bemerke ich nur, daß in dem uns vorliegenden Falle wohl der Gebrauch des Namens Appendix zunächst noch am vorteilhaftesten sein dürfte.

Appendix von lebenden Tieren anderer Arten (z. B. den Formen der *Attenuatus*-Gruppe oder von *Rhynchobothrius lingualis* Cuv. im Larvenzustande) her habe, kann man annehmen, daß er auch bei *ruficollis* im Leben beweglich und kontraktil sein wird. An gestreckt fixierten Individuen ist er gegen das Ende zu stielrund, oft auffällig lang, manchmal gegen das Glied an der Ansatzstelle ein wenig eingeschnürt. Bei nicht völlig gestreckten Individuen erscheint der ganze Appendix als kleine Spitze des Endgliedes, die dann auch ziemlich dorsoventral abgeplattet ist. Daß er vollkommen eingezogen werden kann, sieht man an weniger sorgfältig konservierten Tieren. Es zeigt sich dies z. B. an der Figur von *Rhynchobothrius ruficollis* in meiner Erstlingsarbeit[1]); diese Figur ist ja allgemein bekannt, da sie in die Leuckartschen Wandtafeln[2]) und in Haeckels „Kunstformen in der Natur"[3]) übergegangen ist. Eine Einziehung, wie sie dort abgebildet erscheint, kommt durch einfache Kontraktion in der Längsrichtung zustande, durch einfaches Verkürzen; ein fernrohrartiges Hineinschieben in ein kragenförmig vorgestülptes Vorderende, wie es für die erwähnten Formen der Digenea so charakteristisch ist, oder wie bei der Larve von *Rhynchobothrius lingualis*, d. h. also wie bei Formen, die ich an anderem Orte als „craspedot" zu bezeichnen vorschlage, kommt bei *ruficollis* nicht vor. Keine von vorn nach hinten umgestülpte Ringfalte, wie dort, unterbricht hier den glatten Verlauf des Randes vom breiten Proglottisteil auf den Appendix.

Im Appendix nun liegt vom exkretorischen Apparat erstens die sogenannte kontraktile oder pulsierende Endblase, die ich, wie in früheren Arbeiten auch hier und künftig, einfach als Harnblase bezeichnen werde; zweitens der hinterste Abschnitt der beiden Paare von Sammelröhren oder der sogenannten Längsgefäße.

Das Verhalten dieser Teile des Exkretionssystems hier bei *Rhynchobothrius ruficollis* ist aber wesentlich anders und viel komplizierter, als man nach den bisherigen Angaben erwarten sollte.

Was die Harnblase anlangt, so zeigt sie an Totopräparaten von der Fläche gesehen im ganzen die Form eines Ypsilons (Fig. 1—4). Der Stamm dieses Ypsilons mündet terminal mit dem Porus excretorius nach außen. Die Mündung scheint an Totopräparaten beinahe trichterig zu sein: die relativ weite Öffnung, deren Größe allerdings je nach den Kontraktionszuständen sehr wechselt,

[1]) 80 Pintner, T. III, Fig. 3.

[2]) 1877—? Leuckart und Nitsche, T. XLIV, Fig. 10.

[3]) 1899—1904 Haeckel, T. LXXV, Fig. 11.

bildet das Hinterende des hier abgerundeten, bisweilen wie quer abgestutzten Appendix. Man bemerkt aber fast an allen Totopräparaten, daß sie irgendwie asymmetrisch verquetscht erscheint, und das rührt daher, daß sie noch von zwei unscheinbaren Lippen rechts und links überragt wird, die am ganzen Tier kaum sichtbar sind, aber an jeder Querschnittserie deutlich zum Ausdruck kommen (Fig. 6), auch sich bei anderen Arten ganz konstant wiederfinden.

Der Trichter verengt sich nach vorn zu einem schmalen Kanal, der Kanal aber erweitert sich alsbald wieder ganz allmählich und geht in ein spindeliges oder retortenförmiges Reservoir über, die eigentliche Harnblase (Fig. 1—3). Diese ist nach vorne zu wiederum durch eine halsartige Einschnürung begrenzt (Fig. 1—3). Der Übergang in die vordere Verengung geschieht viel rascher als nach hinten, so daß die weiteste Stelle des Reservoirs fast an das Vorderende des medianen unpaaren Abschnittes der Harnblase vorgeschoben ist.

Nun folgt nach vorne zu die Teilung in die Äste des Ypsilons, die zunächst von einer geräumigen medianen Vereinigungsstelle fast rechtwinklig zur Längsachse des Körpers quer nach außen laufen (Fig. 1—4). Rasch aber knicken sie knieförmig um und ziehen nun schief nach vorne und außen weiter bis etwa auf jenes Niveau, wo der Appendix in den breiteren vorderen Teil der Proglottis überzugehen beginnt.

Etwas nach vorne von der Stelle aber, an der das Knie liegt, teilt sich sowohl der rechte als der linke Harnblasenast nochmals dichotomisch in je einen dorsalen und einen ventralen Zipfel — und das ist der eine der völlig überraschenden Punkte im Verhalten dieses Endabschnittes des exkretorischen Apparates.

Die Harnblase läuft also nach vorne zu nicht in zwei, sondern in vier Zipfel aus und diese vier Zipfel endigen — das ist der zweite überraschende Befund — vorne insoferne blind geschlossen, als sie hier keines der vier Exkretionsgefäße aufnehmen.

Die vier Zipfelkanäle sind meist leicht säbelförmig gekrümmt, mit der konkaven Seite nach außen (Fig. 1). Sie verschmälern sich immer mehr und laufen spitz nach vorne aus.

Von Exkretionskanälen enthält das primäre Endglied die typischen vier Sammelröhren, je zwei auf jeder Körperseite. Die weiteren Kanäle, die sogenannten ventralen, liegen zugleich relativ stark der Medianebene genähert. Bei ihrem Übertritt in den

Appendix schwellen sie meist gewaltig an und verlaufen lebhaft gewunden (Fig. 1—4). Ihre Richtung geht zwischen die Arme der Harnblase hinein, wo sie sich plötzlich meist auffällig verdünnen und mit einem trichterhalsartigen Endabschnitt in die Harnblase einmünden. Diese Endabschnitte laufen ziemlich gerade von vorne nach hinten, einander ungefähr parallel und münden in die quer abstehenden Schenkel der Harnblase, unmittelbar nachdem sich jederseits die beiden paarigen Äste miteinander vereinigt haben (Fig. 1—4).

Der Ort der Einmündung der ventralen Kanäle des exkretorischen Apparates ist eine weitere völlig überraschende Tatsache.

Die um ein Vielfaches engeren dorsalen Kanäle liegen streng nach außen von den ventralen. Sie werden im Appendix immer feiner und drängen sich in den Winkel zwischen den Harnblasenzipfeln und den Mündungsstücken der großen Kanäle hinein. In unmittelbarer Nachbarschaft der Einmündung der großen Kanäle scheinen sie blind zu endigen (Fig. 4*e*). Sie entziehen sich hier nicht etwa der Beobachtung dadurch, daß die fortschreitende Verschmächtigung bis zur Unsichtbarkeit getrieben wird; oft schwellen sie im Gegenteile an der Stelle, an der sie aufzuhören scheinen, ein klein wenig kolbig an (Fig. 26). Ich vermochte aber von dieser scheinbar blind abgeschlossenen Stelle aus nach keiner Richtung hin eine Fortsetzung zu sehen, bis es mir in jüngster Zeit gelang, auf einigen Präparaten ein feines, kapillares Endnetz aufzufinden, das auf Schnitten deutlich sichtbar, jedenfalls mit dem Endstück der Dorsalkanäle zusammenhängt (Fig. 26 und 27). Es ist selbst noch im Vergleich zu diesem sehr dünnen Endstücke von kapillarer Zartheit, folgt deutlich dem Typus dichotomer Verzweigungen, wie er für das Exkretionssystem der Cestoden überhaupt charakteristisch ist[1]), und scheint sich hauptsächlich von den Dorsalkanälen in der Richtung gegen die Medianebene zu erstrecken. Wenigstens zeigt Fig. 27, wie seine Kapillaren noch die großen Ventralkanäle umspinnen. Mit absoluter Sicherheit zu behaupten, daß wirklich keinerlei kapillare Verbindung von den Dorsalkanälen zu der Blase oder zu den größeren Kanälen oder zur Körperoberfläche verläuft, ist natürlich kaum möglich, um so mehr, als an den in Frage kommenden Stellen Gewebselemente, die sich in der Tinktion wenig voneinander abheben, in verwirrender Menge mit einander verfilzt sind. Immerhin scheint es, daß man mit ziemlicher

[1]) 96 Pintner, pag. 674 ff.

Sicherheit behaupten darf: die engen Kanäle endigen in der primären Endproglottis von *Rhynchobothrius ruficollis,* trotzdem sie hier ein Netz feinster Kapillaren entsenden, blind.

Diese anatomischen Verhältnisse, wie sie hier geschildert sind, werden, einmal bekannt, wohl schon auf Totopräparaten, jedenfalls auf Frontalschnitten, verständlich sein. Den überzeugendsten Einblick jedoch gewähren Querschnitte durch den Appendix. So z. B. die neun Querschnitte (Fig. 6—14).

Es empfiehlt sich, die Serie von hinten nach vorne zu verfolgen. Die schon erwähnte Fig. 6 zeigt uns die beiden lateralen Lippen, die das hinterste Ende des Appendix bilden. Sie sind nach außen, wie dem Lumen der Harnblasenmündung zu gebildet aus den Schichten des Integuments, die am Hinterende einfach nach innen umbiegen (Fig. 1—4), d. h. auch die Harnblasenwand ist genau aus den gleichen Schichten aufgebaut wie die äußere Körperwand, nur in umgekehrter Reihenfolge. Zwischen der äußeren und der inneren Integumentlage schiebt sich der erste Parenchymstreif ein, sonst ist kein weiteres Organsystem in den Lippen erkennbar, weder Exkretions-, noch Nervensystem. Wir sehen eine auffällige Verdickung der Cuticula auf der Innenseite und finden sie (in Fig. 6 nicht eingezeichnet!) mit langen Haaren bedeckt. Es sei hier gleich vorweggenommen, daß dieser Besatz von langen Härchen schon im Trichterchen der Mündung beginnt, bei *ruficollis* aber nicht auf die äußere Körperseite übergreift, in dem hinteren Harnblasenreservoir, was Länge und Dichte anlangt, sein Maximum erreicht und nicht mehr in die völlig glatt begrenzte Wand der vier Harnblasenzipfel übergeht.

Die folgenden Querschnitte (Fig. 7) zeigen uns die Vereinigung der beiden Lippen. Die Körperschichten bleiben die gleichen wie bisher (s. auch Fig. 18, die von einem anderen Individuum stammt, als die Reihe der neun ersten Querschnitte). Zugleich erkennen wir, daß hier das Lumen der Harnblase seine größte Ausdehnung nicht von rechts nach links hat, sondern dorsoventral. Die starke Zirkularmuskulatur, die von nun an gegen vorne zu immer mächtiger wird (Fig. 8) und die intermittierenden Kontraktionen der Harnblase reguliert (Fig. 4), umgibt schon den kreisrunden Querschnitt des Ausführungsganges der eigentlichen Harnblase (Fig. 8). Ihr vorderer Abschnitt (Fig. 9) zeigt dann auch sein Lumen schon hauptsächlich von rechts nach links ausgedehnt, wie es dem Eindrucke des Totopräparates entspricht.

Nun folgt der enge Kanal, der nach der vorderen Harnblasenhälfte führt und im Querschnitt wieder Bilder liefert wie Fig. 8. Hier endet der Härchenbesatz.

In den vorderen Harnblasenabschnitt drängt sich in der Medianebene von vorne her alsbald die Substanzbrücke herein, die seine Teilung in einen rechten und linken Zipfel bedingt. Wir sehen diese Zipfel auf den folgenden Schnitten (Fig. 10) als kleine Halbmonde auftreten, auf deren konkaver, nach innen gekehrter Seite genau in der Transversalebene die Mündungen der Ventralgefäße liegen, die also hier zuerst auftreten. Rasch folgen nun die Veränderungen, wie wir sie in Fig. 11 und 12 sehen. Diese zeigt die schon völlig getrennten vier Harnblasenzipfel: je zwei sind einander paarweise rechts und links genähert. Die Lumina der Harnblasenzipfel sind in der Richtung des Radius, in dem sie liegen, abgeplattet, die Querschnitte also linsenförmig, und zwar sehr regelmäßig. Die Querschnitte der Ventralgefäße liegen genau in der Transversalebene, der Medianebene sehr genähert.

Erst auf den folgenden Schnitten (Fig. 13) treten auch die Dorsalgefäße und das Nervensystem auf: Ventralgefäße und Nervensystem immer wieder in der Transversalebene (Fig. 16 und 17), die Dorsalgefäße aus ihr nach der einen Körperfläche herausgerückt; alle vier Gefäßquerschnitte aber innerhalb der Region der Harnblasenäste, während die Anschnitte der Lateralstränge, die zuerst eine kurze Strecke entlang längs getroffen sind (Fig. 16), alsbald als reine Querschnitte an die Körperränder wandern (Fig. 17).

Je weiter wir nach vorne kommen, desto weiter weichen die Querschnitte der Harnblasenzipfel auseinander, ohne aber je die Anordnung in zwei Paaren zu verlieren, und desto enger wird das Lumen der vier Blasenäste (Fig. 13 und 17), bis es endlich — wenigstens am konservierten Material und auf Schnitten — ganz zu schwinden scheint, während die charakteristischen Gewebe der Wand sich noch lange nach vorne fortsetzen (Fig. 14). Äußerlich weicht die erst ziemlich kreisrunde Form des Körperquerschnittes einer sich nun immer schärfer aussprechenden dorsoventralen Abplattung.

Zu ungefährer Orientierung einige Maße.

Es betragen auf Querschnitten eines Individuums in verschiedenen Horizonten von vorne nach hinten die Durchmesser in μ:

des Appendix	von E	der Blasenzipfel
0·23 × 0·30	0·04—0·08	
0·23 × 0·28	0·025	0·02
0·23 × 0·26		0·01—0·03.

Ferner bei einer Länge des Appendix von etwa 0·40—0·70 die Länge der Harnblase von den Querästen bis zur Mündung 0·30—0·37; ihr Querdurchmesser an der knieförmig gebrochenen Stelle 0·13—0·18.

Die histologischen Verhältnisse sollen hier allenthalben nur insoweit besprochen werden, als sie auf die morphologische Bedeutung der erwähnten Tatsachen ein Licht zu werfen vermögen.

In dieser Richtung ist vor allem folgendes von Bedeutung: die Körperwand des Appendix zeigt die normalen Elemente und sie alle, und nur sie, kehren in der Harnblasenwand wieder.

Die Körperwand der Appendix trägt auf der dicken Cuticula die Härchen, hier als sehr niedrigen, aus feinen, zarten, dichtgedrängten „Stäbchen" gebildeten Saum (Fig. 5); auf der Cuticula der Harnblasenwand finden wir die Härchen als mächtige, lange, von einer kräftigen Wurzel bis zu einer feinsten Spitze sich allmählich verdünnende Gebilde wieder, die auf den Schnitten meist büschelweise verklebt, sonst aber in sehr regelmäßiger Anordnung auftreten (Fig. 5 und 31). Sie zeigen gegen die Tinktionsmittel völlig das gleiche Verhalten wie die Cuticula selbst, färben sich z. B. in Delafieldschem Hämatoxylin ebenso blau, wie sie, in Eisenhämatoxylin schwarz. Im letzten Falle halten sie freilich die Schwärzung viel energischer fest wie die Substanz der Cuticula, so daß sie auf stark reduzierten und dann etwa mit Fuchsin nachgefärbten Schnitten als gleichförmig dunkle Haare mit nagelförmig verdickter, tief schwarzer Basis in der roten Masse der Cuticula eingepflanzt stecken (Fig. 31, 32).

Wie die Härchenschicht erfährt auch die Cuticula selbst im Innern der Harnblase eine mächtige Verstärkung (Fig. 3, 4, 6—9, 31, 32), ohne sich in Struktur und Tinktionsfähigkeit zu ändern. Wohl aber fällt hier an ihr die Art ihrer Abgrenzung nach innen und nach außen auf. Besonders gegen das Körperinnere fehlt jede scharfe und gerade Grenzlinie und die Cuticula läuft in ganz unregelmäßige Zacken, Wellen oder strahlige Büschel von sehr ungleicher Höhe aus (Fig. 4, 8, 9, 31, 32). In die zarten Enden dieser Zacken und Strahlen scheinen sich die cuticularen Ausläufer der Epithelzellen direkt fortzusetzen (Fig. 31), die oft ein ungemein feines und sehr regelmäßiges Fibrillenlager vorstellen. [Fig. 32 ist ein Stück eines Querschnittes durch den hintersten Teil der Appendixlippen, etwa der 4. oder 5. Schnitt einer solchen von hinten nach vorne durchgeschnittenen c. 5-μ-Serie. Da nun die Schnitte in dieser Reihenfolge auch auf den Objektträger auf-

gelegt worden sind, so erscheint im Präparate und in der Zeichnung das, was in der Längsachse des Tierkörpers hinten liegt, oben, das vordere unten. Somit die „caudad" liegende Ringmuskulatur *irm* („innere" Ringmuskulatur, weil sie der Harnblasenseite zugewandt ist, im Gegensatze zur „äußeren" *ärm* der Körperoberfläche) oben, das zarte Fibrillenwerk, um das es sich eben hier handelt, das zwischen Epithelzellen und Blasencuticula *(cubl)* „rostrad" von der *irm* verläuft, unter ihr. Von Epithelzellen sind die eingezeichneten die ersten, die auf der Serie überhaupt erscheinen und nicht viel mehr von ihnen, als gezeichnet sind, liegen überhaupt auf dem ganzen Schnitt. Es sind also die am meisten caudad gelegenen, die gerade in der Umbiegungsstelle der äußeren Körperwand in die innere Harnblasenfläche liegen. Streng genommen wäre also ihr caudales Ende vor, ihr rostrales hinter der Papierfläche zu denken. Durch die Unregelmäßigkeiten von Körper und Schnitt aber liegen sie so orientiert, daß sie die „freie Fläche" hauptsächlich der Harnblasencuticula, ihr proximales Ende der Körperoberfläche zuzuwenden scheinen. Sie sind nach nicht zu stark differenzierten Eisenhämatoxylinpräparaten gezeichnet und lassen infolgedessen Kern und Plasma nicht deutlich erkennen.]

Gegen das Lumen der Harnblase zu dagegen quillt die Substanz der Cuticula oft gleichfalls unregelmäßig wie ein Sekret vor (Fig. 32, wo die Härchen z. T. schief abgeschnitten, z. T. nicht völlig ausgezeichnet sind, um die Cuticularmasse deutlich zu zeigen, die am Schnitt schön rot sich von den schwarzen Härchen abhebt). Es ist dies hauptsächlich in den hintersten Abschnitten der Harnblase der Fall; hier stehen die Haare dann nicht auf der Grenzlamelle der Cuticularschicht, sondern sie sind tief in die Cuticularsubstanz, oft bis zu ihren Spitzen eingebettet, oder mit anderen Worten, die Cuticularsubstanz scheint zwischen den Härchen bis zu ihren Spitzen vorzuquellen. Dies erinnert an eine ähnliche Beobachtung, die ich schon früher am Hinterende des Scolex von *Tetrarhynchus smaridum* Pintn. gemacht habe.[1]) Wenn man bedenkt, daß die dort gezeichnete Stelle nach der Ablösung des Scolex vom Larvenkörper in das Innere der Harnblase eingezogen wird, so kommt eine völlige Homologie des in beiden Fällen Beobachteten zustande.

Die äußere Körperwand zeigt unter der Cuticula natürlich die feinen Ringmuskelfibrillen (Fig. 4; Fig. 23, wo die Cuticula nicht eingezeichnet ist, sondern die äußerste Schicht die Basal

[1]) 93 Pintner, pag. 637 und T. II, Fig. 28.

membran vorstellt). Sie scheinen gegen das hinterste Ende des Appendix ihren Charakter: sehr feine Fibrillen, streng parallele Lagerung und keine Verzweigung, etwas zu ändern; hier sind in dieser Schicht relativ kräftige Fasern zu finden, ihr Verlauf ist nicht so regelmäßig wie sonst, sie überkreuzen und verbinden sich oft.

An der Harnblasenwand ist diese Ringmuskulatur zu einem mächtigen System von Zirkulärfibrillen umgebildet (Fig. 4, 5, 8, 9, 23, 31, 32), denen wohl die Bedeutung eines Sphinkters zugeschrieben werden muß. Sie nehmen hier oft die halbe Dicke der gesamten Wand des Appendix für sich allein in Anspruch. Sie werden weit kräftiger als an der Außenwand, sehen mehr bandartig aus und verlaufen völlig wirr und sehr wellig, bunt verfilzt durcheinander (Fig. 31, 32), so daß sie weder auf den Querschnitten des Appendix in voller Länge, noch auf seinen Längsschnitten rein quergeschnitten auftreten. Mitten unter ihnen erscheinen stärker geschwärzte, mehr geradlinig verlaufende zirkuläre und radiäre Fibrillen von drahtartigem Charakter (Fig. 31. 32), deren Zugehörigkeit problematisch bleibt.

In gleicher Weise wie die Ringmuskulatur, geht auch die subcuticulare Längsmuskulatur von der Außenwand, wo sie schwach ausgebildet, oft sogar an Mächtigkeit hinter den Ringfibrillen zurückbleibt, an die Blasenwand über (Fig. 23). Es interessiert an ihr hauptsächlich, daß sie sich tief in die Ringmuskelschicht hineindrängt (Fig. 23 *m''*), ja bis an die Cuticula der Blase vordringt, daß sie in bogenförmigen Zügen noch die Blasenzipfel begleitet (*m'*) und auch auffällige Zweige von dem Vorderende der Blasenzipfel zur äußeren Körperwand entsendet (*m*).

Was die Epithelzellen anlangt, so ist hier, obzwar sie oft an einem und demselben Individuum und Präparate an der Körperoberfläche und der Harnblasenwand trotz ihres unmittelbaren Überganges ineinander nicht unbeträchtliche Abweichungen in Größe, Form, Dichtigkeit zeigen, von ihnen doch nicht eben besonderes zu sagen. Sie haben im ganzen die typische Gestalt: proximal ein kolbenförmig abgerundetes Ende, distal spitz ausgezogen in die cuticularen Plasmastränge, ihr Plasma durchsetzt von scheinbaren Vakuolen, der Lagerstätte der verschwundenen „Fett"-Tropfen, und geschwärzten Granulis (Fig. 31).

Viel auffälliger sind zwar ganz unregelmäßig eingestreute, aber keineswegs seltene Kerne, die sich zwischen der Cuticula und dem Epithel, meist mitten in der Fibrillenschicht, bisweilen den

nach innen ausstrahlenden Zügen der Cuticularsubstanz angelagert, vereinzelt sogar mitten in die Substanz der Cuticula eingebettet vorfinden (Fig. 31). Sie sind meist nur von ganz spärlichem Plasma umgeben, das sich in feinen Strängen cuticularwärts oder in entgegengesetzter Richtung auszieht, und gleichen sonst im wesentlichen den Kernen der Epithelzellen. Sie und das ganze Bild ihrer Umgebung erinnern sehr an das, was ich seinerzeit von den Integumentschichten von *Amphilina* gesagt habe[1]), und ich möchte sie ganz, wie dort — worauf ich hier verweise — als an ihrer Tiefenwanderung gehinderte Epithelzellkerne deuten.

Das Parenchym des Appendix schließt sich natürlich im allgemeinen dem gewöhnlichen Charakter des Körperparenchyms an (Fig. 24). Indessen tritt dieser Charakter häufig gegen eine höchst unbestimmte, fibrillär-granuläre Beschaffenheit in den Hintergrund. Dabei machen sich ferner stets zwei hervorstechende Eigentümlichkeiten geltend: das Auftreten massenhafter, oft dicht gedrängter kugeliger Hohlräume jeder Größe und eine überraschende Zahl von Terminalzellen des exkretorischen Apparates (Fig. 5, 23). Unter den kugeligen Hohlräumen rühren die großen von Kalkkörperchen her; sie kommen oft an Größe den Gefäß- oder Nervenquerschnitten gleich, ja übertreffen sie (Fig. 29. 30, *ka*). In den kleineren Hohlräumen waren im lebenden Tier die zahlreichen „Fetttröpfchen" enthalten, die alle Cestodengewebe durchsetzen. Sie liegen in das Plasma der Zellen, sowohl des Parenchyms, wie des Epithels, eingebettet.

In der Mitte der Substanzinsel, die das Vorderende der Harnblase zwischen ihren Zipfeln bildet, mehr oder weniger in der Medianebene, scheint ein mächtiger, breiter, von vorne kommender Muskelstrang zu endigen (Fig. 2). Wenigstens haben seine gar nicht zu dünnen Fibrillen, die wellig nebeneinander parallel laufen, das Aussehen von Muskelfibrillen. Sie bleiben aber bei allen Tinktionen vollständig blaß, mögen sich auch alle übrigen Muskeln gefärbt haben, und auf Querschnitten ist von ihnen nichts Distinktes zu entdecken.

Die interessanteste Erscheinung jedoch, die uns das Parenchym des Appendix, und zwar auf Querschnitten bietet, die nach vorgängiger Eisenhämatoxylinbehandlung mit Säurefuchsin — und etwa auch noch mit Pikrinxylol — nachbehandelt wurden, ist jene, die in den Figuren 16 und 17 wiedergegeben ist. Sie ist übrigens

[1]) 1903 Pintner, pag. 585 ff.

auch auf den Schnitten Fig. 12 und 13, die nach gewöhnlichen Schwarzfärbungen gezeichnet sind, z. T. sichtbar. Hier sieht man, daß die Querschnitte der vier Harnblasenzipfel durch eine kreisförmige dunkle Zone miteinander verbunden sind, die sich bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 24) in wirr durcheinander laufende, drahtartige Fibrillen, wohl Muskelfibrillen, auflöst. Sie verlaufen im ganzen zirkulär, aber, wie gesagt, sehr unregelmäßig, und auch, mindestens auf kürzere Strecken, längs-, schief-, ja radiär verlaufende finden sich angeschnitten. Immerhin machen diese Fibrillen die Dunkelfärbung des erwähnten Ringes allein nicht aus, sondern es kommt eine dunkle Grundsubstanz hinzu, die völlig mit der cuticularen Auskleidung der Zipfelkanäle, somit mit der Cuticula überhaupt übereinstimmt. Man sieht das insbesonders an Stellen, wo die Fibrillen wenig zahlreich sind (Fig. 13, 17), besonders aber bei den obigen Doppel- oder Dreifachfärbungen: hier bleibt an gelungenen Präparaten nur die äußere Cuticula, die der Harnblasenzipfel und der eben erwähnte Ring rot, das Parenchym wird farblos oder gelblich, Kerne, Terminalzellen, Muskelfibrillen sind schwarz. In die rote Grundsubstanz des Ringes sind also die schwarzen Muskelfibrillen eingelagert, die vier Zipfelquerschnitte aber unterbrechen ihn ganz ähnlich wie Querschnitte von Radiärkanälen einer Hydroidmeduse den Ring der Kathammalplatte. Weiter vorne, wo das Lumen der Harnblasenzipfel verschwindet, zeigen dann mächtige, rote, kreisrunde Flecken, daß da noch immer die Cuticularauskleidung vorhanden ist (Fig. 17), und ebenso die cuticulare Substanz zwischen je zwei Zipfeln auf der Dorsal- und Ventralseite, während sie rechts und links zwischen den Zipfeln verschwunden ist. Nicht minder auffällig ist die Anhäufung von Kernen rings um die Zipfelkanäle, zumal an der Innen-, ganz besonders aber an der Außenseite. Diese Kernanhäufung dauert bei Verfolgung einer Querschnittserie in der Richtung nach vorne noch lange an (Fig. 14), d. h. man vermag sie an sehr jungen Ketten bis in die Region der Sexualanlagen des letzten Gliedes, oder, wenn Glieder noch fehlen, bis weit gegen das Hinterende des Scolex zu verfolgen; an reiferen Gliedern schwinden sie, soviel ich sehen kann, mit Beginn der Sexualregion völlig. Längere Zeit kann man inmitten der vier Kernnester auch noch Spuren der farbigen Reaktionen der Cuticularmasse finden, hie und da tauchen auch noch Spuren der Ringsegmente auf, verlieren sich aber immer mehr. Nebenbei sei auch bemerkt, daß das Lumen der Harnblasenzipfel dort, wo sie in stärkster Entwicklung vorliegen, auf Schnitten oft gleichwohl nicht zu sehen ist, da ihre Cuticular-

auskleidung, auch auf sonst guten Präparaten, an der freien Oberfläche bisweilen wie leicht mazeriert und mit der der gegenüberliegenden Wand verklebt ist.

Weiter sei nun mitgeteilt, daß ich seit meiner vorläufigen Mitteilung über diesen Gegenstand (l. c.) an zwei anderen Arten von Rhynchobothrien im wesentlichen völlig übereinstimmende Organisationseigentümlichkeiten gefunden habe. Diese beiden Arten sind *Tetrarhynchus tetrabothrius* Van Ben. und *Rhynchobothrius erinaceus* Van Ben. (Wenigstens muß ich den beiden Formen vorläufig diese Namen beilegen! Sie stammen beide aus dem Spiraldarm von *Squalus acanthias* aus Bergen; ich erhielt sie von Kollegen Joseph, der für mich bei verschiedenen Gelegenheiten Cestoden gesammelt hat, für welche Freundlichkeit ich ihm auch hier bestens danke. Von beiden Formen sind mehrere selbstgesammelte reife Ketten seit langem in meinem Besitze, doch keines dieser Individuen besitzt das primäre Endglied; die Bergener Formen aber waren Jugendstadien, noch ohne weiter vorgeschrittene Gliedbildung, mit dem primären Ende.)

Bei beiden Formen war das mir zur Verfügung stehende Material nicht so reich, daß ich die Untersuchung so genau hätte durchführen können, wie bei *ruficollis*; beide Formen sind vor allem nicht annähernd so durchsichtig wie die eben erwähnte. Ich kann daher über die Totalkonfiguration der Harnblase nur sagen, daß sie sich in ihren wesentlichen Punkten dem oben Gesagten anschließt. Es lassen das die Querschnitte erkennen, z. B. Fig. 15 und Fig. 21, beide von *tetrabothrius* stammend. Auch hier finden wir die charakteristische Auskleidung der Harnblase, der Haarbelag zieht sich sogar über die stets vorhandenen zwei Lippen noch eine kleine Strecke auf die Außenfläche der hintersten Körperspitze fort, ihren Sphinkter und Epithelbelag, genau wie bei *ruficollis* (Fig. 21), wir finden die typischen vier Harnblasenzipfel (Fig. 15, $z_1 z_2$), die völlig gleiche Lage der vier Exkretionskanäle und des Nervensystems (Fig. 15 *E*, *e*, *n*) und den Gewebering, der die vier Harnblasenäste, besonders auf der Dorsal- und auf der Ventralseite mit einander verbindet.

Dagegen ist in einem Punkte eine Weiterdifferenzierung der bei *ruficollis* vorliegenden Verhältnisse vorhanden, insoferne als bei beiden Formen von den vier primären Harnblasenzipfeln, besonders in ihren vordersten Abschnitten, völlig unregelmäßige, kanalartige,

seitliche Abzweigungen entspringen. Sie verlaufen teils in der Längsrichtung des Tierkörpers (Fig. 15 *z'*, Fig. 22 *z'*, *z''*, Fig. 28), teils mehr zirkulär (Fig. 22 *a*) oder radiär (Fig. 28). Bisweilen scheinen diese Zweige untereinander zu anastomosieren, Anastomosen zwischen den Primärzipfeln der Harnblase herzustellen; meist lassen sie sich leicht von den Exkretionsgefäßen und ihren Verzweigungen unterscheiden, besonders dann, wenn sie innerhalb des charakteristischen Geweberinges liegen (Fig. 15 *z'*, Fig. 22), was besonders auf Querschnitten augenfällig ist. Ihr Volum erreicht häufig das der Primärzipfel (Fig. 22 *z'*), häufig sind sie aber sehr fein (Fig. 22 *z''*); im letzten Falle wird nur durch die Lage wahrscheinlich, daß sie diesem Organsystem zugehören. Auf mehreren Präparaten von *tetrabothrius* fand ich sie dicht mit Konkrementen erfüllt (Fig. 22, 28), wie man sie ja nicht selten auch sonst im Exkretionsgefäßsystem, besonders in der Harnblase findet. Vereinzelt schienen kernartige Gebilde der Kanalwand im Lumen selbst anzuliegen (Fig. 28), worüber sich aber Sicheres nicht ermitteln ließ.

Mit der Feststellung der eigentümlichen Harnblasenbildung am primären Hinterende auch bei *Tetrarhynchus tetrabothrius* und bei *Rhynchobothrius erinaceus* gewinnen die zuerst für *ruficollis* aufgefundenen Organisationseigentümlichkeiten schon ein allgemeineres Interesse. Die Frage nach ihrer morphologischen Bedeutung wird nun ihren Ausgang nehmen von der Tatsache, daß die Harnblasenwand ihrer Struktur nach offenbar nichts anderes ist, als eine einfache Einstülpung der äußeren Körperwandschichten. Durch, wie wir wissen, arhythmische Kontraktionen zur Entleerung ihres Inhaltes nach außen in gewissen Intervallen befähigt, zeigt sie eine bedeutende Verstärkung des Hautmuskelschlauches, besonders der Ringmuskulatur. Dieser histologische Charakter bleibt auch an den vier Harnblasenzipfeln erhalten, ja im wesentlichen auch an dem merkwürdigen, sie untereinander verbindenden Gewebering. Es wird daher kaum gewagt sein zu sagen: Es ist früher am Hinterende des Tetrarhynchenkörpers eine glockenförmige Einstülpung um einen zentralen Zapfen vorhanden gewesen, oder: es ist um das ursprüngliche Hinterende eine Ringfalte nach hinten vorgewachsen; von dem so erzeugten Hohlraume blieb die hintere Hälfte als Harnblase erhalten, während in der vorderen die ursprüngliche Außenfläche des Schwanzendes und die Innenfläche der Falte miteinander bis auf die vier Harnblasenkanäle verwachsen sind. Das „früher" kann

hierbei ontogenetische Bedeutung haben — indessen ist nichts bekannt, das hierauf hindeutete —, oder phylogenetische, was wahrscheinlicher ist.

Nun gibt es ja Formen, bei denen eine solche, mit der der „appendiculaten Distomen“ übereinstimmende Gestaltung des Hinterendes besteht: z. B. den *Tetrarhynchus lingualis* und seine Verwandten, und man könnte somit glauben, daß die uns vorliegenden Formen eine Weiterentwicklung der dortigen Verhältnisse bedeuten. Das ist aber nicht der Fall; denn das in der hinteren Ringfalte steckende eichelförmige Schwanzstück von *Tetrarhynchus lingualis* Cuv. zeigt den gleichen Bau wie das bei unseren drei Formen, wo diese Ringfalte fehlt. Es wird aber gleichwohl die demnächst von mir zu publizierende Beschreibung dieser merkwürdigen Form, die in vielfacher Richtung ganz besondere Komplikationen zeigt, uns weitere Klärung der hier vorliegenden Beobachtungen bringen.

Kurz möchte ich hier noch auf Struktureigentümlichkeiten der Wand der großen Exkretionsgefäße hinweisen, wie sie Fig. 20 und Fig. 25 an geschwärzten Präparaten zeigen. In Fig. 25 sieht man in das Lumen des großen Kanales ein Stück tangential angeschnittener Wand hineingezeichnet; hier sind sehr deutlich scharf umrissene runde Poren zu erkennen, die offenbar nichts anderes sind als die Mündungen der Trichterkapillaren. Wohl zu unterscheiden sind hiervon Strukturen, wie sie Fig. 20 klar hervortreten läßt. Diese schwarzen Punkte sieht man am Schnitt der Kanalwand als nach innen vorragende, sehr regelmäßig angeordnete Knötchen. Nun gibt es auch Bilder, an denen die Kanalwand von der Fläche her ein dichtes schwarzes Gitterwerk zeigt, d. h. die hier abgebildeten Punkte sind dann durch sich kreuzende Linien miteinander verbunden. Ich möchte nun glauben, daß dieses Gitterwerk in der Kanalwand verlaufende sehr dicht gestellte Stützfibrillen vorstellt, daß die Kreuzungspunkte entsprechend verdickt und intensiver geschwärzt sind und daher auf stark reduzierten Schnitten, wie eben Fig. 20, allein sichtbar bleiben. Ich habe diese Strukturen auch schon bei zahlreichen anderen Cestoden beobachtet.

Merkwürdig sind die Bilder der großen Exkretionsstämme auf geschwärzten Querschnitten sehr junger Ketten aus der Region der Sexualanlagen (Fig. 29 und 30). Diese sind hier als dicht gedrängte Gruppen großer Zellen zu erkennen, neben ihnen sehr langgestreckte Spindelzellen als junge Muskelfasern. Die Exkretions-

stämme heben sich nun aus dieser Umgebung durch eine auffällig helle Zone ab, die sie kreisförmig umgibt. Bei genauerer Betrachtung sieht man deutlich das Kanalepithel aus blassen Zellen, an seiner Peripherie von einem sehr großmaschigen Wabenwerk des Parenchyms umgeben. Um dieses wieder schließt sich oft sehr regelmäßig ein Kreis kleinerer Spindelzellen, wohl gleichfalls junge Muskelzellen, die aber später nicht etwa in spezielle Beziehung zum Exkretionskanal treten, sondern diese Anordnung nur durch den den Kanal umgebenden Parenchymring erhalten haben.

Auffällig ist auch die große Anzahl von Parenchymzellen, die sich dicht an die Kalkkörperchenhöhlen anlegen (Fig. 30 *ka*). Dies möchte sehr für die jüngst von Young[1]) vertretene Ansicht sprechen, daß die Kalkkörperchen nicht als Derivate je einer Zelle zu betrachten sind, sondern ein interzelluläres Deposit bilden.

Noch ein Wort über zahlreiche Parasiten protozoischer Natur in den von mir untersuchten Exemplaren von *ruficollis*.

Ich habe sie in verschiedenen Entwicklungsstadien in Fig. 23 *pa* und in Fig. 19 abgebildet. Sie sind in winzig kleinen Entwicklungsstadien vorhanden, wo sie dann oft in riesiger Menge die Cuticula, besonders der Harnblase, die Epithelien und das Parenchym durchsetzen, und können außerordentlich leicht zu Irrtümern (Kernreste in der Cuticula!) Anlaß geben. Sie entwickeln sich aber, wie man sieht, zu massigen Klumpen von ansehnlicher Größe, die wiederum hauptsächlich in der Umgebung der Harnblasenzipfel, besonders auch in dem Gewebe zwischen ihnen, auftreten. Über ihre genauere Zugehörigkeit wage ich nach meinen Präparaten kein Urteil abzugeben.

---

[1]) 08 Young, pag. 191.

Literatur.

1894—1900. M. Braun, Vermes. Abt. I b. Cestodes. in: Bronn Klass. Ordn. Bd. IV.

1899—1904. Ernst Haeckel, Kunstformen der Natur. Leipzig und Wien. 100 Taf. und Text.

1877— ? R. Leuckart und H. Nitsche, Zoologische Wandtafeln. Cassel.

1907. A. Looss, Beiträge zur Systematik der Distomen. Zur Kenntnis der Familie Hemiuridae in: Z. Jahrb. Syst. Abt., Bd. XXVI, pag. 63—180, Taf. 7—15.

1880. Theodor Pintner, Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen in: Arb. Zool. Inst. Wien, Tom. III, pag. 163—242, 9 Fig. T. 1—5.

1893. Th. Pintner, Studien an Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an anderen Bandwürmern. (I. Mitteilung.) *Tetrarhynchus Smaridum* Pintn. in: Sitz.-Ber. Akad. Wien, Math.-Naturw. Kl., Bd. CII, pag. 605—650, 4. Taf.

1896. Th. Pintner, Studien über Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an anderen Bandwürmern (II. Mitteilung). Über eine Tetrarhynchenlarve aus dem Magen von Heptanchus, nebst Bemerkungen über das Exkretionssystem verschiedener Cestoden in: Sitz.-Ber. Akad. Wien, Math.-Naturw. Kl., Bd. CV, pag. 652—682, 4 Taf.

1903. Th. Pintner, Studien über Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an anderen Bandwürmern. (III. Mitteilung.) Zwei eigentliche Drüsensysteme bei *Rhynchobothrius adenoplusius* und histologische Notizen über *Anthocephalus*, *Amphilina* und *Taenia saginata* in: Sitz.-Ber. Akad. Wien, Math.-Naturw. Kl. Bd. CXII, pag. 541—597, 4 Taf.

1906. Th. Pintner, Das Verhalten des Exkretionssystems im Endgliede von Rhynchobothrius ruficollis (Eysenhardt) in: Z. Anz., Bd. XXX, pag. 576—578.

1908. Robert Young Thompson, The Histogenesis of Cysticercus pisiformis in: Z. Jahrb. Anat. Abt., Bd. XXVI, pag. 183—254, Taf. 8—11.

Tafelerklärung.

Die Untersuchung wurde durchwegs mit Zeiss schen Apochromaten ausgeführt. Die Vergrößerungsangaben beziehen sich nur auf die aus der Kombination von Objektiven, Okularen, der Camera und der jeweiligen Höhe der Zeichenfläche resultierende wirkliche Vergrößerung der Zeichnung.

Tafel I.

Fig. 1. *Rhynchobothrius ruficollis* (Eysenhardt). Die zwei letzten Glieder einer im gestreckten Zustande konservierten (Schüttelmethode, Formol) jungen Kette. Nach einem in Safranin gefärbten Balsampräparate, von der Gliedfläche her gesehen. Vergr. c. 36mal. Die männlichen Sexualorgane voll entwickelt, der

Uterus noch nicht mit Eiern gefüllt. Im vorderen Gliede sind die Dotterstöcke *Do* nicht eingezeichnet, sondern die seitlichen Grenzen ihres Verbreitungsbezirkes durch eine Linie angedeutet. Das Glied liegt mit der Dorsalseite nach oben, daher das Vas deferens *Vd*, das einen rautenförmigen Raum in der Gliedmitte erfüllt, oben, der Uterus *U* unten. Hoden und Keimstock ohne weiteres kenntlich.

Fig. 2. Der „Appendix" des letzten Gliedes auf einem Frontalschnitt. Vorne sieht man noch die letzten, im primären Endgliede oft weit nach hinten verlagerten Dotterstockfollikel *Do*. Die schattierte Zone *ep* deutet die subcuticularen Gewebsschichten an, die, stärker tingiert, von den Körperseiten nach hinten ziehen und hier nach innen und vorne umbiegend die Harnblase umgrenzen. Zwischen den Anschnitten der weiten (ventralen) exkretorischen Gefäße ist, in der Medianebene gelegen, jener im Text erwähnte Strang eigentümlichen Gewebes eingezeichnet, der am ehesten an Längsmuskulatur erinnert. Vergr. c. 55mal.

Fig. 3. Das letzte Glied samt Appendix, gleichfalls im Frontalschnitt. Man sieht eben noch das vorletzte Glied und die Andeutung der Transversalanastomose der weiten (ventralen) Exkretionskanäle, die dann weiter nach hinten bis zu ihrer Einmündung in die Harnblase zu verfolgen sind. Nach außen von ihnen beiderseits die Anschnitte der engen (dorsalen) Exkretionsstämme *e*. Ferner sind angedeutet Anschnitte von Hoden, der Keimstockbrücke und des Uterus. Das Glied ist noch sehr jung. *ep* wie oben. Vergr. ung. 188mal.

Fig. 4. Frontalschnitt durch den Appendix; sehr lang ausgestrecktes Exemplar. Die Harnblase in ihrem hinteren Teile kanalartig kontrahiert. Man sieht ihren Wänden angelagert die mächtige Muskulatur, dann die subcuticulare Zellschichte, beide direkt in die Ringmuskulatur und das Epithel der Körperwand übergehend. *e* das hintere Ende des engen (dorsalen) Exkretionskanals, die nebenan liegende Einmündung in die Harnblase gehört zu dem großen Kanal. Vergr. c. 250mal.

Fig. 5. Stück eines Appendix bei etwas stärkerer Vergrößerung, nach einem mit Eisenhämatoxylin geschwärzten Präparate. Man sieht von außen nach innen: die Härchenschicht, die Cuticula, die helle Zone, in der die subcuticularen Fibrillensysteme liegen; dann die Zone der Epithelkerne, endlich das Parenchym. In ihm größere und kleinere kugelige Hohlräume, jene von Kalkkörperchen, diese von „Fetttropfen". Dann zahlreiche Terminalzellkerne und die zugehörigen Flimmerlappen, die oft unter dem Bilde einfacher schwarzer Stäbchen erscheinen. Neben dem weiten Exkretionskanal ein Stück des engeren, nach außen einen Teil des Hinterendes vom Nervensystem. Neben der Harnblasenwand ihre Muskelfibrillen mehr oder weniger schief quer getroffen. Vergr. c. 270mal.

Fig. 6—14. Neun Querschnitte durch den Appendix eines sehr jungen, noch proglottidenlosen Individuums von *Rhynchobothrius ruficollis*, vom Hinterende nach vorne fortschreitend, alle aus derselben, mit Eisenhämatoxylin geschwärzten Serie. Die Cuticula der Körperwand fehlt; die schwarzen Punkte im Innern sind die geschwärzten Zellkerne, das äußere Körperepithel infolge eines Rückbildungsprozesses zu mehr kugeligen Zellen umgewandelt. Vergr. etwa 92mal. Alle Figuren von 6—18 sind so orientiert, daß die Medianebene von oben nach unten, die Transversalebene von rechts nach links verläuft. Bei allen Figuren mit Ausnahme von 15 liegt die Dorsalseite (Sammelkanäle *e*) unten, die Ventralseite (Sammelkanäle *E*) oben.

Fig. 6. Die beiden Lippen des Appendix, die auf

Fig. 7 schon verschmolzen sind. Man sieht, wie die Schichten der äußeren Körperwand in die der Harnblase übergehen.

Fig. 8. Der verengte Teil der Harnblase, der vom hinteren Harnblasenreservoir, dessen Hauptausdehnung dorsoventral orientiert ist, in das vordere Harnblasenreservoir

Fig. 9 überführt, das sich von rechts nach links ausdehnt.

Fig. 10. In die beiden Harnblasenschenkel münden auf der Innenseite eben die beiden weiten Exkretionskanäle.

Fig. 11. Das unmittelbar nach vorn folgende Bild.

Fig. 12. Die beiden primären Harnblasenzipfel haben sich jederseits gegabelt. Zwischen ihnen die zwei Querschnitte der weiten Exkretionsgefäße, unter denen (auf der Dorsalseite!)

Fig. 13 die beiden engen Exkretionsgefäße (durch schwarze Punkte angedeutet) erscheinen.

Fig. 14. Einer der letzten Schnitte, auf dem noch durch die Anhäufung der Epithelzellkerne die 4 Harnblasenzipfel angedeutet erscheinen; schon weit gegen den Scolex nach vorne zu gelegen. — Auf den Schnitten 13 und 14 erscheint auch genau in der Transversalebene, der subepithelialen Zellschicht genähert, jederseits der Querschnitt des hier nicht eingezeichneten lateralen Nervenstammes.

Fig. 15. Querschnitt durch den Appendix von *Rhynchobothrius tetrabothrius* aus *Squalus acanthias* (Bergen) in der Region der vier Harnblasenzipfel. Dieselbe Vergr. wie die vorhergehenden Figuren. z_1 und z_2 die beiden Harnblasenzipfel der einen Körperseite; E und c die beiden Exkretionsgefäße, n der laterale Nervenstamm derselben Körperseite. z' zwei der unregelmäßigen Anastomosen zwischen den Harnblasenzipfeln.

Fig. 16. Querschnitt durch den Appendix von *Rhynchobothrius ruficollis* (zwischen Figur 12 und 13, aber von einem anderen Individuum). Rechts und links tritt das Hinterende der lateralen Nervenstämme vom Rand her zu der Zone der Harnblasenzipfel. Nach einem Eisenhämatoxylinpräparate, das mit Säurefuchsin und Pikrinxylol nachbehandelt wurde. Es ist dann das Parenchym gelb gefärbt, Kerne, Muskelfibrillen, und die äußere Schichte des Integuments (Cuticula) schwarz, seine innere, in der Zeichnung etwas hellere Schichte rot. Bei starker Reduktion wird jedoch die Schwarzfärbung auch aus der Cuticula ausgezogen, diese wird intensiv rot, genau wie die Umgrenzung der 4 Harnblasenzipfel, während die innere Integumentschichte hellrot wird. Vergr. ung. 157mal.

Fig. 17. Ein solcher, weiter nach vorne. Dieselbe Tinktion und Vergr. In der Transversalebene der Querschnitt der beiden Lateralnerven, deren äußerstes auffindbares Hinterende in Fig. 16 längsgetroffen ist.

Fig. 18. Von *ruficollis* aus der Region von Fig. 7; von einem normalen Individuum. Etwas schief getroffen, so daß am unteren Rande der Figur die Gewebe der rechten und linken Körperseite fast noch getrennt sind, wie in Fig. 7, am oberen Rande aber bereits ineinander übergehen. Dieselbe Vergr. wie die Fig. 6—14.

Fig. 19. Die parasitischen Protozoen aus *Rhynchobothrius ruficollis*. Vergr. ung. 693mal.

Fig. 20. Längsschnitt, teilweise tangential angeschnitten, einer der weiten Exkretionsstämme von *ruficollis*. Mit Eisenhämatoxylin behandelt. Vergr. ung. 693mal.

Fig. 21. Harnblasenquerschnitt von *tetrabothrius*. Eisenhämatoxylinpräparat. Vergr. ung. 270mal.

Fig. 22. Von einem ebensolchen, aber viel weiter nach vorne zu. Es sind die beiden Harnblasenzipfel einer Körperseite z_1 und z_2 durchschnitten. z' und z'', ebenso a gehören dem unregelmäßigen Anastomosenwerk zu. E und e die beiden Exkretionsstämme, das Nervensystem liegt a knapp an. Vergr. ung. 490mal.

Tafel II.

Fig. 23. Frontaler Längsschnitt durch den Appendix von *ruficollis*. Es ist die eine Wand des Harnblasenstammes und ein Harnblasenzipfel zu sehen. Nach einem Eisenhämatoxylinpräparat. *pa* Parasiten; m, m', m'' Muskelfibrillen. Vergr. c. 350mal.

Fig. 24. Stück eines Querschnittes durch den Appendix von *ruficollis*. Eisenhämatoxylinpräparat. Vergr. ung. 700mal.

Fig. 25. Die beiden Exkretionsgefäße und der Lateralstrang im Endglied von *ruficollis* unmittelbar hinter den Sexualorganen in ihrer relativen Größe. In den großen Exkretionskanal ist ein Stück tangential angeschnittener, geschwärzter Wand mit den Poren der Kapillaren eingezeichnet. Die Poren erscheinen auch als Unterbrechungen in der mittleren der 3 Konturlinien der Kanalwand. Vergr. c. 700mal.

Fig. 26. Die beiden Exkretionsgefäße und der Harnblasenzipfel von *ruficollis*. *e* das Ende des engen (dorsalen) Kanals mit Teilen des Endnetzes; E der weite (ventrale) Kanal, der gefaltet (geschrumpft) nur in einer Falte angeschnitten erscheint. Auch der Harnblasenzipfel *hz* ist nur eben tangential angeschnitten. Die gleiche Vergr.

Fig. 27. Ein Stück des Endnetzes des kleinen Exkretionskanals, ein angeschnittenes Stück des weiteren Kanals umgreifend.

Fig. 28. Die sekundären Abzweigungen der Harnblasenzipfel bei *tetrabothrius*. Dieselbe Vergr. wie die vorigen Figuren.

Fig. 29. Die beiden Exkretionsgefäße und der Nervenstamm von *ruficollis* im Querschnitt nebst zwei Höhlen von Kalkkörperchen. Etwa 490mal.

Fig. 30. Dieselben Organe in der Region der Sexualorgane einer jungen *ruficollis*-Kette, Endglied. Vergr. 700mal.

Fig. 31. Die Harnblasenwand von *ruficollis* aus der hintersten Region. Eisenhämatoxylin mit Fuchsinnachfärbung. Vergr. 700mal.

Fig. 32. Aus derselben Region in der allerhintersten Körperspitze. Ebenso.

Die Entwicklung der Wirbelsäule bei der Ringelnatter.

Von **Erna Brünauer.**

(Mit 3 Tafeln und 2 Textfiguren.)

A. Historischer Überblick.

Wir finden über die Entwicklung der Wirbelsäule bei Reptilien eine reiche Literatur, da in dieser Gruppe einige neue Momente in die Entwicklung eingeführt werden, die sie mit den übrigen Amnioten in einen gewissen Gegensatz zu den Anamniern treten läßt: so die Präformierung der knöchernen Wirbelsäule durch eine knorpelige, der geringe Anteil der Chorda an der Wirbelbildung, die Ausbildung der gelenkigen Verbindung zwischen den Wirbeln, um die wichtigsten Punkte herauszugreifen.

Unter den älteren Autoren, die sich mit diesem Thema beschäftigt haben, ist RATHKE (14) zu nennen, der in seinem großen Werk über die Entwicklung der Natter auch die Bildung der Wirbelsäule bespricht. Er schildert, wie eine die Chorda umhüllende Substanz sich in einzelne Tafeln gliedert, die ober- und unterhalb der Chorda miteinander verwachsen und so die Anlage der Wirbelkörper bilden. Die Verknöcherung geht vor sich, indem sich die Knochensubstanz zu einem Ring vereinigt, der durch Ansatz von äußeren Lamellen an Dicke zunimmt, während die eingeschlossene Knorpelsubstanz von Knochenerde durchdrungen wird. Allmählich verengt sich durch neuen Absatz zuerst von Knorpel, dann von Knochen, die Höhle des Ringes, wodurch der Rest der Chorda abgeschnürt wird. Intervertebral dagegen bleibt ein Chordarest übrig, der die Gelenkpfanne bildet, während sich schon vor der vollständigen Verknöcherung an der rückwärtigen Seite des vorhergehenden Wirbels ein Gelenkkopf ausgebildet hat.

Die Entstehung des Wirbels aus dem axialen Bindegewebe ist hier im allgemeinen richtig, wenn auch nicht detailliert, ge-

schildert. Bei der Verknöcherung scheinen mir zwei Punkte unrichtig dargestellt, nämlich die Beschreibung der inneren Verknöcherung und der Intervertebralbildung. Die Höhle des Ringes wird nicht alternierend mit Knorpel und Knochen erfüllt, sondern der vorhandene Knorpel wird durch die Bildung des Markraumes aufgelöst. Daher erhält sich die Chorda vertebral am längsten und wird intervertebral am frühesten abgeschnürt.

Remak (15) beschäftigt sich damit, die Verhältnisse der Wirbel zu den Urwirbeln zu erforschen und stellt den Begriff einer „Neugliederung" der Wirbelsäule auf. Nach seiner Darstellung scheiden die Urwirbel ein Blastem aus, das als kontinuierliche Schichte die Chorda umgibt und aus dem sich die primitive Wirbelsäule bildet. Die Grenzen dieser primitiven Wirbelkörper entsprechen aber nicht den bleibenden, sondern sind um ein halbes Segment verschoben. Die Neugliederung soll dadurch entstehen, daß die Grenzen des ursprünglichen Blastems verschmelzen und sich sekundär neue Grenzen bilden. Der Ausdruck „Neugliederung" bedeutet also eigentlich nur die Segmentierung des von den Urwirbeln ausgeschiedenen Blastems. Wie wir sehen werden, ist es nicht notwendig, so komplizierte Vorgänge zur Bildung der Wirbelsäule anzunehmen.

Ebner (3 und 4) hat in zwei Arbeiten im Anschluß an Remak die Gesetze, nach welchen sich die Gliederung des Bindegewebes vollziehen soll, klargelegt. Er weist an Frontalschnitten durch sehr junge Stadien von Ringelnatterembryonen eine doppelte Segmentierung nach: erstens eine Segmentierung des Bindegewebes, die den Muskelsegmenten entspricht (hier werden die Grenzen durch die Interprotovertebralgefäße deutlich sichtbar) und zweitens eine Abteilung, die in der Mitte eines jeden solchen Bindegewebsabschnittes oder Sklerotoms gelegen ist und von der Mitte des Muskelsegments nach einwärts gegen das Rückenmark zieht. Da diese Abteilungen ihrer Lage nach unzweifelhaft den späteren Grenzen der definitiven Wirbel entsprechen, so wurden sie von Ebner als Intervertebralspalten bezeichnet. Er beschreibt sie als Spalten, zu deren beiden Seiten die Zellen sich aneinander schließen, während in dem hell erscheinenden Zwischenraume kein Formelement zu entdecken ist. Durch das Auftreten dieser Spalten wird die Gliederung der Wirbelsäule angebahnt. Die Spalte soll im kontinuierlichen Zusammenhange mit der Urwirbelhöhle stehen und sich schon zu einer Zeit vorfinden, wo die Urwirbel noch selbständige Komplexe von Embryonalzellen darstellen, sich also die Segmentierung nicht, wie Remak behauptet, an einem gleichförmigen Blastem vollzieht. Die

Intervertebralspalte wurde auch von anderen Autoren bestätigt, so von Corning bei der Blindschleiche, von Kollmann (12) beim Menschen, von Männer bei *Lacerta*.

Obgleich Corning (2) das Auftreten der Intervertebralspalte bestätigt, so leugnet er deren Bedeutung für die Wirbelanlage. Vielmehr soll diese durch die Verschmelzung der Anlagen von Querfortsatz und oberen Bogen zustande kommen. Die Segmentierung wird durch früh auftretende intervertebrale Chorda-Einschnürungen angedeutet. An der Chorda unterscheidet er eine äußere und innere Chordascheide; mit ersterer verschmelzen die Ausbreitungen der Bogenbasen zum Wirbelkörper.

Ebner polemisiert in einer zweiten Abhandlung gegen Corning. Daß die Intervertebralspalte unzweifelhaft mit der Bildung der Zwischenwirbelgelenke in Beziehung stehe, wird auf späteren Stadien zur Gewißheit. Die Spalte selbst wird zwar verengt und verschwindet endlich, doch tritt an ihre Stelle ein dichterer Gewebestreifen. Corning macht nun einen Unterschied zwischen Urwirbelspalt und Intervertebralspalte, obgleich beide einander entsprechen. Die Tatsache, daß sich Querfortsatz und oberer Bogen als erste Anlagen des Achsenskeletts ausbilden, wäre kein Beweis gegen die Bedeutung der Intervertebralspalte. Nun sieht man zu beiden Seiten der Chorda lateral verlaufende, dichte Zellstreifen, die längs der Intervertebralspalte verlaufen und sich dann zwischen die Myosepten schieben. Diese Streifen, die von Froriep (5) bei Hühner- und Säugetierembryonen beobachtet und als primitive Wirbelbögen gedeutet wurden, bezeichnet Corning als Anlage der Querfortsätze und oberen Bogen. Ebner will sie dagegen nur als Anlage der Querfortsätze gelten lassen, da die oberen Bogen selbst zur Seite des Rückenmarkes zu suchen seien und sich hier auch zu einer späteren Zeit noch keine Differenzierungen im Mesoblastgewebe bemerkbar machen sollen.

Als primär bezeichnet also Ebner den verdichteten Zellstreifen, den er „Vertebralstreifen" benannt wissen will, während dagegen als erkennbare, deutlich abgegrenzte Skelettstücke die Wirbelkörper früher auftreten als irgend ein anderer Teil des Achsenskelettes. Die von Corning beschriebenen Chordaeinschnürungen sollen nicht mit den bleibenden identisch sein, sondern vertebral liegen, während die definitiven intervertebralen erst sekundär durch Bildung des Gelenkkopfes entstehen.

Mit dieser Ansicht stützt sich Ebner auf die Befunde von Gegenbaur (7), der in seinem großen Werk über die Wirbel-

säule der Amphibien und Reptilien die Entwicklung einiger Typen bespricht. Er gibt an, daß bei den jüngsten von ihm untersuchten Embryonen von *Anguis* die Chorda von einem kontinuierlichen Knorpelrohr umgeben wird, das nur durch die aufsitzenden Bogenstücke eine Gliederung erfährt. Als Primordialwirbel wird ein Chordaabschnitt bezeichnet, der von einer Knorpelleiste umgeben wird und dem die Bogen anliegen. Eine Differenzierung des Knorpels in der Intervertebralregion bildet sich erst allmählich aus, indem sich spindelförmige Zellen anlegen, die ein Intervertebralligament formieren. Durch das Wachstum des Intervertebralringes wird die Chorda von außen her verdrängt und schrumpft zu einem dünnen, fadenförmigen Strang zusammen. Vorher hat schon die Verkalkung die Zellen in der Umgebung der Chorda ergriffen und schreitet bis dicht unter die Wirbeloberfläche vor. Der Intervertebralknorpel trennt sich nun und bildet rückwärts den Gelenkkopf, im vorderen Teil die Gelenkpfanne. Im mittleren Teil des Wirbelkörpers findet das Wachstum derart statt, daß die Bogenbasen in ihn eingehen. Der knöcherne Wirbel entsteht durch Überlagerung des Knorpels durch Periostlamellen an der Außenfläche, während im Innern die Verkalkung von innen nach außen vorgeschritten ist. Die Knochenschichten sind ventral am mächtigsten entwickelt und gehen kontinuierlich vom Wirbelkörper auf die Bogen und Fortsätze über. Die Chorda verschwindet schließlich auch vertebral durch die Veränderung des verkalkten Knorpels, der in Markräume und schließlich in Markkanäle umgewandelt wird. Die Markkanäle durchbrechen die Periostlamelle und durch die so entstandenen Lücken treten Blutgefäße ein. Ähnlich geht die Verknöcherung an den Bogen und Fortsätzen vor sich, nur die Gelenkflächen bleiben knorpelig.

Im Verlauf seiner Arbeit bespricht Gegenbaur auch die Wirbelbildung der *Ascalaboten*, nach ihm der primitivsten Reptilienform, welche die Brücke zu den Amphibien bildet. Es findet sich hier keine Gelenkbildung, sondern die einzelnen Wirbel werden durch eine Bandmasse von knorpelähnlichem Charakter verbunden. Die Wirbelkörper zeigen die primitive Form der amphicoelen Doppelkegel. Die Knorpelschichte um den Primordialwirbel ist ganz dünn und die Bildung der Faserknochenschichte erfolgt dicht an der Chorda. Hier zeigt sich am engsten der Anschluß an die Amphibien, wo wir gleichfalls die Bildung einer Knochenhülse dicht an der Chorda sehen. Dagegen zeigen die *Ascalaboten* durch Bildung von Markräumen und Verkalkung der dünnen Knorpelschichte einen Fortschritt gegenüber den Salamandrinen.

Goette (8 und 9) führt ein neues Moment in die Betrachtung der Reptilienwirbelsäule ein, indem er annimmt, daß die Bildung vollständiger Wirbel in der Reihe der *Amiaden* und *Stegocephalen* mit der embolomeren Form, d. h. mit der Ausbildung von doppelten Wirbeln in jedem Segment begonnen habe und diese Doppelbildung auch als das ursprüngliche bei allen jetzt lebenden Digitaten anzusehen sei.

Am Beginn seiner Arbeit stellt er zunächst einen Unterschied zwischen primärem und sekundärem Wirbelkörper fest, letzterer entsteht, indem die Bogenbasen in den primären Wirbelkörper einwachsen. Intervertebral ist die früheste Bildung ein faseriger Intervertebralring, der unter entsprechender Formveränderung mit dem vorausgehenden Wirbel zum Gelenkkopf verschmilzt. Goettes Kritik der Ebnerschen Auffassung beruht auf der irrigen Meinung, daß dieser die Bildung des Wirbels aus Perichordalschichte und Bogenbasen leugnet.

Nach der weiteren Schilderung von Goette bildet sich nur an der Gelenkpfanne und am Gelenkkopf sowie in den Bogen außerhalb der Basen wirklicher Hyalinknorpel, vertebralwärts davon kommt die Verkalkung diesem Stadium zuvor. Gleichzeitig bildet sich die periostale Knochenlamelle ventral und dorsal am Wirbelkörper. Später kommt es zur Bildung von Markhöhlen und im Periostknochen erscheinen Lücken, die den Eintritt von Blutgefäßen gestatten. Die Wirbelbogen sollen noch durch längere Zeit von dem primären Wirbelkörper zu unterscheiden sein. An mazerierten Schwanzwirbelsäulen von *Lacerta* fand Goette jene Doppelanlagen, die ihn zur Aufstellung der früher erwähnten Theorie veranlaßten. Jeder Wirbelbogen wird durch zwei getrennte Spangen angelegt. Die vordere entwickelt sich früher und vollkommener als die rückwärtige. Sie besteht aus einem gekrümmten Stamm mit kurzem vorderen und längerem hinteren Schenkel und einem medialen Fortsatz. Die zweite Spange verstärkt als eine halb rudimentäre Bildung einen Teil des Gerüstes. Sie wächst in die Höhe und erreicht den hinteren Schenkel des ersten Bogens. Die ursprünglich noch sichtbare Öffnung zwischen den beiden Teilen verengt sich bis zu einem Spalt, der schon am dritten Schwanzwirbel verwachsen ist. Die folgenden Wirbelbogen sind zwar einfach, zeigen aber die Breite jener doppelt angelegten Bogen. Die definitiven Wirbelbogen sind also aus zwei hintereinanderliegenden zusammengesetzt, einem vollständigen vorderen und einem rudimentären rückwärtigen Bogen. Die Verbindung zwischen den rechts

und links vom Rückenmark gelegenen Wirbelbogen geschieht durch Verschmelzung zwischen den medialen oder Dornfortsätzen. Die unteren Bogen sitzen dem Intervertebralring auf und finden sich nur im Schwanz. Bei *Anguis* kann man die Doppelanlage bei den Seitenfortsätzen beobachten. Goette untersucht noch einige andere Reptilienformen auf ihre Doppelbildungen hin und findet bei Schlangen einen senkrechten Kanal als Grenzfurche zwischen den doppelten Bogenanlagen.

Auf Grund einer ausführlichen, paläontologischen Untersuchung werden bei den *Stegocephalen*, den Vorläufern der *Amnioten*, doppelte Wirbelkörper in jedem Segment nachgewiesen. Diese sollen sich durch paarweise Verschmelzung, nach Reduktion des hinteren Wirbels, in einfache verwandeln.

Männer (13) bemüht sich, schon in den frühesten Stadien zwei verschiedene Anteile des Sklerotoms als bestimmend für die Wirbelbildung anzusehen. Er geht dabei auf die Arbeit von Schultze (19) zurück, der diese Verhältnisse bei Säugetierembryonen klargelegt hat. Dieser unterscheidet in einem Sklerotom einen hellen, kaudalen und dunkeln, kranialen Teil, von dem die Anlage der primitiven Wirbelbogen ausgeht. Die Verknorpelung beginnt in der zwischen den primitiven Wirbelkörpern gelegenen Schichte. Männer weist auch bei Reptilien die zwei verschiedenen Teile des Sklerotoms nach. Er unterscheidet bis zur Bildung der Wirbelsäule drei Stadien. Im ersten Stadium sind die Sklerotomzellen schon differenziert, indem sie in der Nähe der Chorda locker mit Fortsätzen, lateral dagegen rundlich sind. Im zweiten Stadium hat das Myotom die Form des Ursegments, die Sklerotome sind durch die Intervertebralspalte halbiert. Im hellen Teil liegt das Spinalganglion. Ventral von der Chorda findet sich eine Zellbrücke zwischen heller und dunkler Schichte, die Anlage der Hypochordalspange. Im dritten Stadium werden durch das Herunterwachsen der Myotome die Hälften zweier Sklerotome gegeneinander gedrängt, und zwar je ein heller und ein dunkler Teil. Der dunkle Teil hat den Hauptanteil an der Bogenbildung. Gegen die Chorda hin verjüngen sich die Bogen und es wandern Zellen in die Perichordalschichte aus. Die Intervertebralspalte verschwindet zu dieser Zeit. Die Wirbelkörperanlage erscheint durch Differenzierung der Perichordalschichte. Jetzt geht die Wirbelsäule vom primitiven in den definitiven Zustand über.

In der Intervertebralgegend bildet sich das Gelenk. Die Bogenbasen umfassen den Körper seitlich und der definitive Wirbel-

körper entsteht durch Verschmelzung. Die Verschmelzung nimmt ihren Ausgang in der Perichordalschichte und gleichzeitig am dunklen Sklerotomteil. Im Schwanz von *Lacertiden* wird im hellen Teil des Sklerotoms eine Nebenbogenanlage nachgewiesen, die später mit der Hauptbogenanlage im dunkeln Teil verschmilzt. Es wird vermutet, daß die von Goette beschriebenen Doppelanlagen von den verschiedenen Anteilen des Sklerotoms an der Bogenbildung herrühren. Wo immer Goette Doppelbildungen nachweist, zeigt sich die das Ganglion enthaltende, helle Schicht stärker entwickelt.

Im Anschluß an die Arbeiten von Ebner ist die Arbeit von Baldus (1) zu erwähnen, der bei *Hemidactylus* die Intervertebralspalte als Fortsetzung der Urwirbelhöhle ins Sklerotom nachweist. Er unterscheidet gleichfalls zwischen primären und sekundären Wirbelkörpern, da sich die Bogenanlage von der Perichordalschichte des Wirbelkörpers unterscheiden läßt.

Gadow (6) läßt den Reptilienwirbel aus drei Elementen hervorgehen: den Basidorsalia, Basiventralia und dem Zentrum.

Zentrum und Basidorsalia oder Bogenbasen liefern den Wirbelkörper. Die Basiventralia sind im Rumpf zu einer Intervertebralscheibe reduziert, an der sich ein geringer, ossifizierender Anhang, das Interzentrum, vorfindet. Die Rippen sollen ursprünglich mit den Basiventralia in Zusammenhang gewesen sein, haben aber ihre Einlenkung nach rückwärts auf das Zentrum oder das Basidorsale verlegt. Die Interzentra stellen ventrale Fortsätze vor.

Howes und Swinnerton (11) geben an, daß der Knorpel bei *Hatteria* zuerst als paariges Zentrum und paariges Interzentrum angelegt wird. Die Interzentra sollen in den Wirbeln 13—25 verschwinden — eine Angabe, die bis jetzt mit denen aller übrigen Autoren im Widerspruch steht und nicht bestätigt worden ist.

Eine zusammenfassende Darstellung der Entwicklung der Wirbelsäule gibt Schauinsland (17 und 18). Bei der Schilderung der Reptilien stützt er sich auf seine Arbeit über *Hatteria*, die als primitiver Typus eine Übergangsform zwischen den niedrigen und höheren Reptilien darstellt. Die Entwicklung der Wirbelsäule von den Fischen angefangen bis zu den Säugetieren ist in seinem großen Werk in übersichtlicher Weise zusammengefaßt.

Wenn wir die Hauptergebnisse der Literatur zusammenfassen, so finden wir folgenden Stand der Frage: Die Bedeutung der Chorda für den Aufbau der Reptilienwirbel ist gering. Ein Chordaknorpel ist nur bei *Ascalaboten* und *Hatteria* entwickelt. Den Hauptanteil an der Bildung haben die Segmente des Bindegewebes, die durch

die Intervertebralspalte geteilt werden. Ein Wirbel entwickelt sich aus den Hälften zweier verschiedener Sklerotome. Die erste Knorpelanlage wird entweder in den Wirbelkörper, von anderen Autoren (Schauinsland) in die Bogenbasen oder oberen Bogen verlegt. Die Verknöcherung erfolgt sowohl periostal als auch enchondral. Die unteren Bogen sind intervertebral angesetzt. Die Rippen sollen nach der Ansicht vieler Autoren zum unteren Bogensystem gehören und erst sekundär auf die Neuralbogen verschoben worden sein.

B. Eigene Befunde.

Es ist Zweck meiner Arbeit, eine übersichtliche Darstellung der Entwicklung von den ersten Verdichtungen im Bindegewebe bis zur erfolgten Verknöcherung kurz vor dem Ausschlüpfen zu geben. Die Untersuchung wurde an Embryonen von *Tropidonotus natrix* durchgeführt. Die stark gekrümmten Embryonen wurden so orientiert, daß der Kopf nach vorne zu liegen kam und quer getroffen, während die erste Windung des Rumpfes in der Mitte zwar quer, an den beiden Enden jedoch rein frontal getroffen wurde. Bei der Schilderung der Entwicklungsvorgänge im Rumpf beziehe ich mich auf Schnitte durch die erste Windung, weil hier die Entwicklung am weitesten vorgeschritten ist.

Im jüngsten Stadium erstreckt sich die Chorda kontinuierlich ohne regelmäßige Einschnürungen durch den ganzen Embryo; es kommt nur zur Ausbildung einer einzigen Chordascheide. Auf Frontalschnitten in der Höhe der Chorda sind die Myotome deutlich zu unterscheiden. Das Bindegewebe, das sich zwischen der Chorda und den Myotomen ausbreitet, ist diesen entsprechend in einzelne Abschnitte gegliedert, die wir als Sklerotome bezeichnen und deren Grenzen durch die Interprotovertebralgefäße scharf markiert werden. Innerhalb eines solchen Sklerotoms machen sich bereits Differenzierungen des Bindegewebes bemerkbar, indem streifenförmige Verdichtungen auftreten, die von der Chorda in lateraler Richtung gegen die Myotome ziehen. Sie liegen zum größten Teil segmental, nur ihre äußersten lateralen Fortsätze schieben sich zwischen die Myotome und kommen so septal zu liegen. Eine kontinuierlich dichte Zellschichte um die Chorda ist nicht zu sehen. In der Höhe des Rückenmarkes liegen die Spinalganglien und zwischen ihnen Verdichtungen des Bindegewebes, die das Material für die Bildung der oberen Bogen liefern.

Eine deutliche Spalte, die das Sklerotom in der Art, wie es Ebner schildert, in zwei Hälften zerlegt, konnte ich in diesem

Stadium nicht mehr beobachten. Eine Gliederung des Bindegewebes ist hier nur durch die Aufeinanderfolge von hellen und dunkeln Schichten angedeutet. Von einer deutlichen Abgrenzung der einzelnen Teile des Achsenskeletts kann hier noch nicht die Rede sein, doch ergibt sich im Vergleich mit späteren Stadien, daß die verdichteten Streifen das Zellmaterial für die Bildung der Querfortsätze und Rippen, respektive der Bogenbasen liefern. Sie als Anlagen der oberen Bogen zu bezeichnen, wie dies von Froriep und Corning geschieht, scheint deshalb nicht richtig zu sein, weil auf Schnitten in der Höhe der Chorda, wo diese Verdichtungen am besten zu sehen sind, der obere Bogen nicht in seiner ganzen Ausdehnung, sondern eben nur an seiner Basis getroffen sein kann (Fig. 1, Taf. I). Die Anlagen der oben genannten Gebilde sind also zu einer Zeit differenziert, wo von einer Anlage des Wirbelkörpers noch nicht gesprochen werden kann. Doch schon im folgenden Stadium sieht man eine kontinuierliche Schichte von ziemlich dicht gedrängten Zellen um die Chorda ausgebildet. Ob diese Perichordalschichte, in der sich die Wirbelkörper anlegen, als Wucherung der verdichteten Zellstreifen anzusehen ist oder ob sie lokal selbständig aus dem Bindegewebe entsteht, kann ich nicht sicher feststellen; doch spricht für die zweite Ansicht die Tatsache, daß man auf Querschnitten einen deutlichen Unterschied zwischen der perichordalen Schichte, die aus langgestreckten, spindelförmigen Zellen besteht, und den rundlichen Zellen der Bogenbasen sehen kann. Der Wirbelkörper in seinem primitiven Zustand scheint also eine selbständige Bildung darzustellen, die im Verlauf der Entwicklung von den Bogenbasen umwachsen wird und mit ihnen verschmilzt. Durch das Herunterwachsen der Myotome ist der verdichtete Zellstreifen beinahe in seinem ganzen Verlauf in eine septale Lage gedrängt worden, nur dort, wo er mit verbreiteter Basis der Chorda aufsitzt, liegt er zum Teil innerhalb des Segments. In der Perichordalschichte macht sich um diese Zeit eine Gliederung bemerkbar, indem an der vorderen Grenze der Zellverdichtungen ein Gewebsstreifen von regelmäßig angeordneten, dichten Zellen auftritt. Er entspricht seiner Lage nach der von Ebner in viel jüngeren Stadien nachgewiesenen Intervertebralspalte. Da diese Grenze dem künftigen Gelenk entspricht, so scheint mit ihrem Auftreten die definitive Gliederung der Wirbelsäule vollzogen zu sein. Eine Neugliederung im Sinne Remaks findet also nicht statt, da die beschriebene Gliederung überhaupt den allerersten Anstoß zur Bildung einer Wirbelsäule im eigentlichen Sinne gibt (Fig. 2, Taf. I).

Die beiden Textfiguren sollen die Lagerung des Wirbels und die Verschiebungen in bezug auf den Urwirbel näher erläutern. Wir sehen in der ersten Figur die Gliederung der Sklerotome, die in ihrer Lage den Myotomen entsprechen, in einem Sklerotom sehen wir die Aufeinanderfolge eines vorderen hellen und rückwärtigen

Fig. 1.

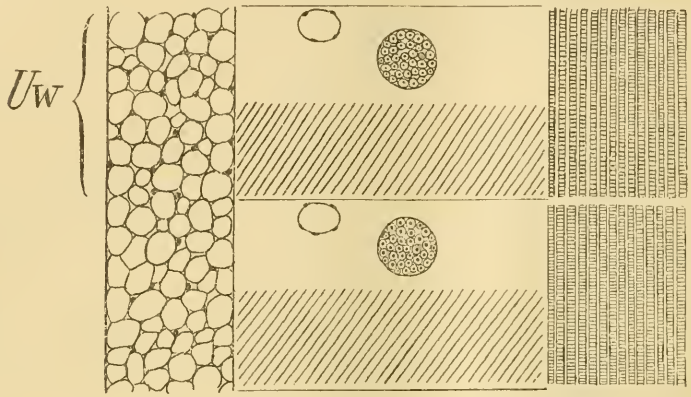
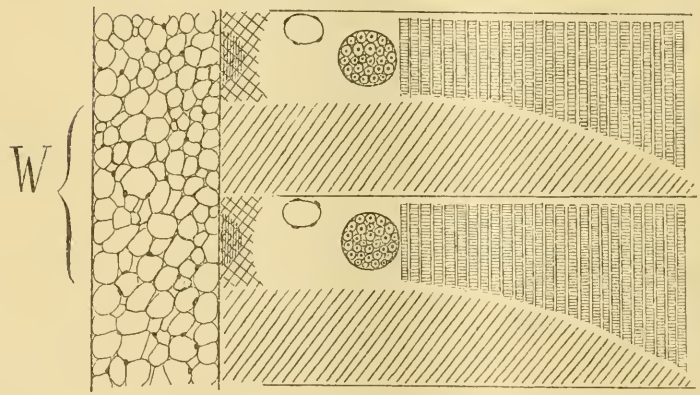


Fig. 2.



dunklen Teiles. Im hellen Teil liegt das Ganglion. In der unteren Figur sehen wir bereits die Perichordalschicht angelegt und die Grenzen eines Wirbelkörpers bestimmt: er besteht aus einem vorderen dunkeln und rückwärtigen hellen Teil (letzterer in der Textfigur 2 kreuzweise schraffiert), die zwei benachbarten Sklerotomen angehören. Da durch die Ausbreitung des Myotoms der dunkle Teil des Sklerotoms in eine mehr septale Lage gedrängt wird, erscheint der Hauptteil, in welchem der erste Knorpelherd auftritt (der senkrecht

schraffierte Halbkreis dicht an der Chorda), nicht intersegmental, sondern sozusagen segmental, da er in seiner Lage dem lateral davon befindlichen Myotomanteil entspricht. Es sind eben durch die hier ablaufenden Wachstumsvorgänge die ursprünglichen Segmentgrenzen teilweise verschoben, so daß wir eigentlich die jetzige Segmentierung nicht ganz streng mit der ursprünglichen identifizieren können. Die Intervertebralgrenze entspricht gerade der Mitte eines Sklerotoms.

Die fernere Entwicklung des Wirbelkörpers geht in der Perichordalschichte vor sich, die in diesem und dem nächstfolgenden Stadium noch deutlich von den Bogenbasen zu unterscheiden ist. In dieser Zeit verläuft die Chorda ganz ohne regelmäßige Einschnürung. Die septalen Anlagen der Rippen befinden sich im kontinuierlichen Zusammenhang mit dem Querfortsatz.

Die Schilderung der Entwicklung gilt für den Rumpf; im Schwanz zeigen sich andere Verhältnisse, da die Entwicklung hier stark zurückgeblieben ist und die Wiederholung von viel jüngeren Stadien aufweist.

Die nächste bedeutende Veränderung zeigt sich in der Perichordalschichte, und zwar an der Stelle, die dem Zentrum eines Wirbelkörpers entspricht. Hier entsteht ein Knorpelherd, indem im Bindegewebe deutliche Zellgrenzen auftreten. Die Bogenbasen und Rippen verharren dagegen noch im bindegewebigen Zustande. Da der Knorpelring, wie auch aus Querschnittserien hervorgeht, sich zuerst im Wirbelkörper anlegt, während in den Bogenbasen noch nichts von Knorpel vorhanden ist, scheint mir der Ausdruck „basogener Wirbel“ in diesem Fall nicht angemessen. Denn keineswegs ist hier der Wirbelkörper, wenigstens was den knorpligen Zustand anbelangt, aus einer Ausbreitung der Bogenbasen hervorgegangen. Es ist dagegen nicht anzunehmen, daß die Knorpelbildung vom Wirbelkörper aus auf die Bogenbasen übergeht, sondern wir finden in den oberen Bogen in der Höhe des Rückenmarkes beiderseits einen selbständig entstandenen Knorpelherd, von dem sich die Verknorpelung nach unten ausdehnen dürfte. Das um die Chorda entstandene Knorpelrohr wird durch die scharf markierten Intervertebralstreifen gegliedert und ist also auch in diesem Stadium nicht kontinuierlich entwickelt. In der Chorda treten regelmäßige Einschnürungen auf, die der intervertebralen Gegend entsprechen (Fig. 3, Taf. I, Fig. 6, Taf. II).

In einem nächsten Stadium ergibt sich die Ausbildung eines gleichmäßigen Knorpelgewebes im Wirbelkörper, Bogenbasen, oberen Bogen und Rippen. Die Verschmelzung der „primären“ Wirbelkörper mit den Bogenbasen ist jetzt erfolgt und auf Querschnitten ist keine deutliche Trennung der beiden Gewebsschichten mehr zu

konstatieren. Die Rippen, die ursprünglich im Zusammenhang mit den Querfortsätzen angelegt waren, sind jetzt durch eine unverknorpelte, bindegewebige Schichte von diesen getrennt. Gegen den Intervertebralstreifen zu wird der Knorpel, der im Zentrum des Wirbelkörpers ziemlich großzellig und etwas heller gefärbt ist, kleinzellig. Ebenso zeigt sich gegen die Bogenbasen zu eine kleinzellige Schichte. Die Chordaeinschnürungen sind unverändert erhalten geblieben (Fig. 4, Taf. I und Fig. 7, Taf. II).

Schon zu einer früheren Zeit konnte man ventral unterhalb der Chorda eine Verdichtung des Bindegewebes beobachten. Diese zeigte sich auf Querschnitten als eine Bindegewebsbrücke, welche die beiden Querfortsätze miteinander verbindet und die Vertebralgefäße überbrückt. Sie wurde schon von Froriep bei Vogel- und Säugetierembryonen beobachtet und als „hypochordale Spange" bezeichnet. Die unterhalb der Chorda gelegene Partie dieser Zellbrücke ist besonders ausgebildet und es bildet sich an dieser Stelle in späteren Stadien durch Anlage eines Knorpelherdes ein Interzentrum, das schließlich verknöchert. Auf die Beziehung dieses Interzentrums zu den im Schwanz entwickelten unteren Bogen werde ich bei der näheren Besprechung der Schwanzregion eingehen. In diesem Stadium zeigen sich im Schwanz noch ganz primitive Verhältnisse, da noch keine Andeutung einer Knorpelbildung zu erkennen ist. Hinter der Kloake zeigen sich bereits untere Bogen ausgebildet, die mit ihrer Basis der Intervertebralregion aufsitzen.

Wenn wir die Entwicklung im Rumpf weiter verfolgen, so finden wir im Zentrum des Wirbelkörpers eine Veränderung des Knorpelgewebes, das hier in einen scharfen Kontrast zu seiner Umgebung tritt. Die Zellen werden sehr groß und außerordentlich stark färbbar. Sie bieten ein Bild, das einen Degenerationsvorgang des Knorpels einleitet. Gegen die deutlich abgegrenzte Intervertebralzone geht diese Region, die wir als Verkalkungszone auffassen können, in kleinzelligen Knorpel über. In den Bogenbasen und Rippen findet sich gleichfalls kleinzelliger Knorpel. Zwischen Querfortsatz und Rippe persistiert die unverknorpelte, gelenkige Verbindung. In den Neuralbogen sind die Zellen größer mit deutlich unterscheidbaren Grenzen, doch ohne die starke Färbbarkeit und eigentümliche Struktur jener Zellen zu zeigen, die im Wirbelkörper die Verkalkungszone ergeben haben. Der Schluß der Neuralbogen über dem Rückenmark ist noch nicht erfolgt. Ob sich in dieser Zeit in dem Perichondrium, das die Wirbelsäule umgibt, schon Bildungen von Osteoblasten zeigen, kann nicht mit Sicher-

heit ermittelt werden. Aus Querschnitten ergibt sich, daß die Verkalkungszone kreisförmig um die Chorda gelagert ist. Es scheint also im Wirbelkörper, bevor es noch zur Ausbildung eines typisch großzelligen Knorpels kommt, eine Degeneration einzusetzen, die der Entwicklung eines Markraumes vorausgeht. Die intervertebralen Chorda-Einschnürungen haben sich auch in diesem Stadium erhalten, so daß Gegenbaurs Annahme, daß sich nämlich die Einschnürungen erst nach bereits erfolgter Ossifikation durch Anwachsen des Gelenks entwickeln, unrichtig zu sein scheint (Fig. 8, Taf. II). Die Verknöcherung entwickelt sich nun durch Ablagerung einer ventralen Lamelle am Wirbelkörper, der bald eine dorsale Lamelle folgt. Ebenso legen sich an den oberen Bogen je eine äußere und innere Knochenlamelle an. Die Lamellen verschmelzen erst allmählich zu einem einheitlichen Knochenbelag. Die Osteoblasten dringen von außen zwischen diese Knochenlamellen ein. Unterdessen ist die Veränderung des Knorpels innerhalb des Wirbelkörpers weiter vorgeschritten. Durch die Bildung einer Markhöhle im vorderen Teil des Wirbels wird der verkalkte Knorpel zerstört, während wir in der Umgebung der Markhöhle noch jenen stark färbbaren Kalkknorpel finden, der schon in einem früheren Stadium gesehen wurde. Es ist hier schon zur Ausbildung eines Gelenkes gekommen, indem der rückwärtige Teil des Wirbels zum Gelenkkopf wird, während der vordere Teil des nächstfolgenden Wirbels mit der faserigen Intervertebralschichte zur Gelenkpfanne verschmilzt. (Die Trennung durch die Gelenkhöhle ist noch nicht erfolgt.) Bemerkenswert ist das Verhalten der Chorda, die innerhalb des Gelenkes bis auf einen dünnen Strang völlig abgeschnürt, vertebral aber noch in ziemlicher Ausdehnung erhalten ist. Die Stelle der größten Breite der Chorda entspricht derjenigen Stelle, an der auch auf früheren Stadien die größte Ausdehnung der Chorda zu sehen war. Die frühen Einschnürungen der Chorda, die mit der deutlichen Differenzierung des vertebralen Knorpels gegen das intervertebrale Fasergewebe zugleich auftraten, sind also der Anfang von jenem Prozeß, der schließlich zur Abschnürung der Chorda führt. Die Ausbildung eines Chordaknorpels, wie sie für *Amphibien* und für *Hatteria* beschrieben wurde, ist hier nicht zu konstatieren, vielmehr fallen die Chordazellen ganz der Zerstörung anheim (Fig. 5, Taf. I).

In den oberen Bogen, die sich oberhalb des Rückenmarks geschlossen haben und in die Spina dorsalis endigen, hat die enchondrale Verknöcherung durch Bildung einer Markhöhle gleichfalls begonnen. Wie wir auf einem älteren Stadium sehen, vergrößern sich

die Markräume und fließen endlich mit den im Wirbelkörper entwickelten zusammen. Dabei haben sich in die ventrale und dorsale Knochenlamelle je zwei symmetrisch gelegene Öffnungen hineingefressen, die den Eintritt von Blutgefäßen vermitteln. In dem Maße, als sich von außen neue Schichten an die Knochenlamellen anlegen, werden sie im Innern durch die Bildung des Knochenmarkes wieder aufgelöst. Im Dornfortsatz entwickelt sich ein gesonderter Markraum, der durch periostale Knochenlamellen von dem der oberen Bogen geschieden ist. In den Rippen hat gleichfalls nach Ablagerung einer periostalen Schichte die enchondrale Verknöcherung begonnen. Durch die Öffnungen des Markraumes treten Markzellen nach außen in den Raum zwischen Wirbelkörper und Rückenmark (Fig. 9, Taf. III).

Wie man auf einem Sagittalschnitt am besten erkennen kann, ist die Zerstörung des gesamten Knorpels noch nicht erfolgt, sondern es hat sich noch ein Rest desselben erhalten. Die Gelenkbildung hat sich gegen das frühere Stadium nicht wesentlich verändert, nur ist durch das Auftreten eines Spaltes zwischen Gelenkkopf und Gelenkpfanne die Entwicklung der Gelenkhöhle angebahnt. Die Chorda ist jetzt auch vertebral beinahe ganz abgeschnürt, da man nur eine ganz enge Spalte als letzte Spur finden kann; innerhalb des Gelenks ist sie gänzlich verschwunden (Fig. 11).

Auf einem Querschnitt, der durch den mit Knorpel erfüllten Teil des Wirbelkörpers geht und auf dem der äußere Rand des Gelenkknorpels getroffen ist, sehen wir unterhalb des Wirbelkörpers das Interzentrum, in dem sich ein Knorpelherd gebildet und die Verknöcherung durch Ablagerung von äußeren Knochenlamellen begonnen hat. Es erscheint hier als ein Fortsatz, der kranialwärts auf den Wirbelkörper hinauf verschoben ist und zum Ansatz von Muskeln dient. Die Querfortsätze sind durch eine dünne Leiste von kleinzelligem Knorpel von den Bogenbasen abgegliedert. Die hypochordale Zellenspange, welche die Querfortsätze verbindet, persistiert in bindegewebigem Zustand (Fig. 10).

Im weiteren Verlauf des Embryonallebens ergeben sich in der Ausbildung der Wirbelsäule keine weiteren Veränderungen von prinzipieller Bedeutung. Die letzten Reste des Knorpels werden zerstört und die Markräume werden durch Ausbildung von Knochenbrücken zu Markkanälen reduziert. Das Gelenk verändert sich nur durch schärfere Ausprägung der Gelenkhöhle.

Wie schon früher erwähnt wurde, findet man im Schwanz immer viel primitivere Verhältnisse als im Rumpf. Auf einem

jungen Stadium, das im Schwanz eine gleichmäßige Verknorpelung der Wirbelsäule zeigt, finden wir in der Gegend der Kloake am Übergang zwischen Rumpf und Schwanzregion unterhalb des Wirbelkörpers eine hypochordale Zellenspange, welche die beiden Vertebralgefäße überbrückt und die Querfortsätze verbindet, in derselben Art ausgebildet, wie wir sie schon im Rumpf beobachtet hatten. Der Schnitt trifft die faserig ausgebildete Intervertebralregion. Die Rippen sind vollkommen entwickelt (Fig. 12).

Weiter rückwärts treffen wir auf eine Stelle, wo die reduzierte Zellenspange sich mit beiden Enden nach abwärts zu biegen beginnt und so den Übergang zu den paarigen, unteren Bogen darstellt (Fig. 13). Diese sind in diesem Stadium noch bindegewebig und nicht zu einem geschlossenen Bogen vereinigt. Den Beginn der Knorpelbildung sieht man in der Mitte der Zellbrücke unterhalb der Chorda, wo sich ein unpaarer Knorpelherd entwickelt, der im weiteren Verlauf zu dem unpaaren knorpeligen und endlich auch knöchernen Interzentrum auswächst, das schon öfters erwähnt wurde (Fig. 14). Die ursprüngliche Zellenbrücke, die kontinuierlich zwischen den Querfortsätzen verlief, wird später rückgebildet, doch bleiben bindegewebige Stränge als ihr Rest erhalten. So ist sie noch auf Figur 10 ganz erhalten, obgleich die Verknöcherung des Interzentrums hier schon weit vorgeschritten ist.

An der Übergangsstelle, wo sich die hypochordale Zellenspange nach unten zu biegen beginnt, sieht man zwei Knorpelherde an den Umbiegungsstellen ausgebildet. Diese paarigen Knorpelherde bringen den Übergang des Interzentrums in die unteren Bogen am deutlichsten zur Anschauung (Fig. 15). Auf einem viel älteren Stadium mit weit vorgeschrittener Ossifikation sieht man die unteren Bogen in voll entwickeltem Zustand. Nachdem sich in jedem Bogenschenkel, wie schon gesagt wurde, ein selbständiger Knorpelherd gebildet hat, legt sich beiderseits eine periostale Lamelle an. Die enchondrale Ossifikation erstreckt sich vom Wirbelkörper aus auf die unteren Bogen, so daß ein einheitlicher Markraum entsteht. Der Gang der Verknöcherung entspricht also ganz dem Verlauf bei den oberen Bogen. In diesem Stadium ist vertebral noch ein Chordarest erhalten, ebenso ein großer Teil des verkalkten Knorpels. Man kann die Lage der unteren Bogen hier nicht als intervertebral bezeichnen, sondern sie gehen vom Zentrum des Wirbelkörpers selbst aus. Ich konnte auf keinem Schnitt ein völliges Zusammenwachsen der unteren Bogen oder gar die Bildung eines Dornfortsatzes kon-

statieren; sie berühren einander mit ihren hier noch bindegewebigen Spitzen, ohne indessen ganz zu verschmelzen (Fig. 16).

Die Rippen kommen mit Ausnahme der letzten Wirbel neben den unteren Bogen im Schwanz vor. In der Gegend der Kloake findet sich eine Gabelung der Rippe in zwei Teile, die eigentliche Rippe und eine seitliche Spange, die dachartig über das Lymphherz gelagert sind. Diese seitlichen Spangen sind in der Literatur unter dem Namen „Lymphapophysen" beschrieben worden. Salle (16) hat diese Lymphapophysen bei Schlangen und Sauriern ausführlich beschrieben. Er unterscheidet kostale, die mit den Rippen, und transversale, die mit dem Querfortsatz zusammenhängen. Ihr Auftreten soll durch Rudimente von Gliedmaßen veranlaßt werden. Die kostalen Lymphapophysen besitzen zwischen Capitulum und den zwei Schenkeln noch ein Halsstück, während sich bei den transversalen die Schenkel an der Basis des Querfortsatzes ansetzen. Die Schenkel dienen zum Ansatze von Muskeln. Sie wachsen von einer gemeinsamen Basis aus, werden knorpelig und ossifizieren schließlich. Die hier gelegenen Apophysen spalten sich direkt an der Basis des Querfortsatzes, scheinen also zu den transversalen zu gehören (Fig. 17).

In den allerletzten Wirbeln treten keine Rippen mehr auf, sondern nur stark entwickelte Rudimente von Querfortsätzen. Die Wirbelsäule ist bis an das Ende vom Schwanz entwickelt, so daß ich die Angabe von Schauinsland, daß die Chorda länger sei als die Wirbelsäule und dem letzten Wirbel als knopfartige Verdickung aufsitze, nicht bestätigen kann.

C. Zusammenfassung und Kritik.

Die ersten Vorgänge, die mit der Bildung der Wirbelsäule in Zusammenhang gebracht werden können, sind von Remak und Ebner in noch viel jüngeren Stadien beobachtet worden, als ich sie gesehen habe. Die Darstellung von Remak ist eine viel zu komplizierte Erklärung für die Tatsache, daß die Wirbel in ihrer Lage nicht den Urwirbeln entsprechen, sondern gegen sie um ein halbes Segment verschoben sind. Das von den Urwirbeln gelieferte, axiale Bindegewebe, welches das Material für die Wirbelsäule bietet, wird durch Segmentierung, wie früher geschildert wurde, in die einzelnen Wirbel zerlegt. Es findet also nur eine einmalige Gliederung statt, da ja die ursprünglichen Segmente, die Sklerotome, durchaus nicht als primäre Wirbelsäule bezeichnet werden können, wie dies

von Remak geschieht. Da ich keine so jungen Stadien wie Ebner beobachtete, konnte ich die Intervertebralspalte nicht in der Art sehen, wie sie auf seinen Abbildungen auftritt. Auf späteren Stadien war, wie schon erwähnt, keine Spalte, wohl aber an einer ihr entsprechenden Stelle eine intervertebrale Abgrenzung zu sehen. Die Deutung des „Vertebralstreifens", wie Ebner den dunklen Sklerotomteil bezeichnet, stimmt mit meiner Auffassung überein. Corning berücksichtigt bei der Entstehung der Wirbelkörper zu wenig die selbständige Perichordalschichte, wenn er die Wirbelkörper nur aus der Verschmelzung der Querfortsätze hervorgehen läßt, obgleich er in seinen Abbildungen den frühesten Knorpelherd in das Wirbelkörperzentrum und allerdings im gleichen Stadium in die Rippe verlegt. An letzterer Stelle konnte ich Knorpel erst zu einer späteren Zeit sehen, nachdem die Abgliederung der Rippe vom Querfortsatz schon erfolgt war. Ebner sieht gleichfalls bei *Tropidonotus* den ersten Knorpelherd im Wirbelkörper, behauptet aber, daß zu dieser Zeit die oberen Bogen noch nicht einmal bindegewebig vollständig differenziert seien, was mit meinen Befunden nicht übereinstimmt. Denn ich sehe bald nach dem Auftreten des Knorpels im Wirbelkörper auch beiderseits in der dorsalen Partie der oberen Bogen je einen Knorpelherd auftreten. Was die Gliederung der Wirbelsäule durch die Einschnürungen der Chorda anbelangt, so muß ich mich der Auffassung von Corning anschließen, der diese schon bei ihrem ersten Auftreten als intervertebral beschreibt, während Ebner angibt, daß sie zuerst vertebral auftreten, dann wieder verschwinden und erst durch Entwicklung des Gelenks intervertebral erscheinen. Eine innere Chordascheide, von der Corning im Gegensatze zu einer äußeren spricht, konnte ich bei *Tropidonotus* nicht beobachten. Zwar wird von anderen Autoren, so von Goette und Schauinsland, die Perichordalschichte mit dem Ausdruck „äußere Chordascheide" bezeichnet, doch immer mit dem Zusatz, daß sie nicht von der Chorda ausgeschieden werde, sondern von dem axialen Bindegewebe gebildet wird.

Die Scheidung in einen hellen und dunklen Sklerotomteil, wie sie von Schultze und Männer angenommen wird, tritt auch bei vorliegendem Objekt auf, wie wir bereits gesehen haben. Der verdichtete Zellstreifen entspricht dem hellen, kranialen Teil und die dazwischenliegende dunkle Partie dem kaudalen.

Die Folgerungen, welche Männer und Schauinsland in bezug auf die von Goette beschriebenen Doppelanlagen daran knüpfen, kann ich nicht bestätigen. Ich konnte überhaupt derartige

Doppelbildungen weder in jungen noch in vorgerückten Stadien sehen. Die Behauptung, daß die Bogen sich aus dem hellen und dunklen Teil eines Sklerotoms zusammensetzen und die Doppelbildung auf einer unvollkommenen Verlötung der beiden Teile beruhe, ist für *Tropidonotus* zumindest nicht zutreffend. Denn ich sehe ganz deutlich die Anlagen der oberen Bogen als Verdichtungen zwischen den Spinalganglien, die im hellen Teil gelagert sind. Dieser ist an der Bogenbildung gar nicht beteiligt und ebensowenig an der Bildung der Querfortsätze und Rippen. Alle diese Skeletteile entstehen nur von der dunklen Partie. Doch gibt auch Männer an, daß bei *Tropidonotus* nur die dunkle Partie an der Bogenbildung beteiligt sei, während bei *Lacerta* sich ein Anteil von beiden Sklerotomteilen an der Bogenbildung nachweisen ließ. Auch Goette stützt seine Untersuchungen hauptsächlich auf *Lacerta*, obgleich er auch bei Schlangen einen senkrechten Kanal als Furche zwischen den doppelten Bogen erwähnt, den ich nirgends beobachten konnte. Obgleich Schauinsland die Beobachtungen Goettes bestätigt, so schließt er sich doch nicht der Auffassung an, daß die ursprüngliche Anzahl der Wirbel in jedem Segment eine doppelte gewesen sei, sondern begründet die Doppelbildungen rein ontogenetisch durch die nicht vollkommene Verlötung der beiden Sklerotomteile.

Die Unterscheidung eines primären und sekundären Wirbelkörpers, wie sie von Goette angenommen wird, stimmt mit meinen Befunden überein. Die ontogenetisch selbständige Entstehung des primären Wirbelkörpers ist bei *Tropidonotus* durch die von den Bogenbasen unabhängige Verknorpelung besonders ausgeprägt. Die Verschmelzung mit den Bogenbasen findet statt, nachdem die ganze Wirbelsäule aus dem bindegewebigen in den knorpeligen Zustand übergeführt worden ist, und es können dann die beiden Schichten nicht mehr deutlich voneinander unterschieden werden. Die frühe Degeneration des Knorpels im Wirbelkörper, bevor es noch zur Ausbildung eines typisch großzelligen Korpels kommt, wurde von Goette gleichfalls beobachtet.

Gegenbaur begann seine Untersuchungen erst an späteren Stadien, so daß ein bindegewebiges Stadium der Wirbelsäule von ihm gar nicht beschrieben worden ist und er von der Annahme ausging, daß sich ursprünglich um die Chorda ein kontinuierliches Knorpelrohr befunden habe, das erst durch späteres Auftreten eines Intervertebralligamentes gegliedert worden sei. Wie wir aber gesehen haben, war die Intervertebralgrenze schon in ganz jungen Stadien angelegt und zur Zeit der Verknorpelung deutlich ausge-

bildet. Gegenbaur nimmt gleichfalls den Begriff eines primären oder „Primordialwirbels" an, der aus dem die Chorda umhüllenden Knorpelring besteht und in den die Bogenbasen zur Herstellung des definitiven Wirbelkörpers eingehen. Die periostale Verknöcherung soll sich nach seinen Angaben vom Wirbelkörper aus auf die oberen Bogen verbreiten, während ich eine getrennte Anlage der Knochenlamelle am dorsalen Teil der oberen Bogen gesehen habe, die erst später mit der Wirbelkörperlamelle verschmilzt. Dagegen erstreckt sich die enchondrale Ossifikation vom Wirbelkörper aus in die oberen Bogen und wir finden nur in der Spina dorsalis einen gesonderten Markraum. Die Wirbel der niedersten Reptilien, der Ascalaboten (von Goette und Gegenbaur beschrieben), stellen eine Übergangsform zwischen den Amphibien und den höheren Reptilien dar. Die Chorda ist noch von größerer Bedeutung, da sie sich zeitlebens erhält und ein Teil der Chordazellen an der Stelle, wo sich die Knochenhülse an die Chorda anlegt, in Knorpel umgewandelt wird. Die Verengung der Chorda erfolgt nicht intervertebral, sondern vertebral, entsprechend der amphicölen Form des Wirbels. Der primäre Wirbelkörper ist hier sehr deutlich zu sehen, da die Verschmelzung mit den Bogenbasen unvollkommen ist und sich auch im verknöcherten Zustand eine deutliche Grenze nachweisen läßt. Die Intervertebralbildung ist ganz primitiv, da kein Analogon zur Gelenkbildung der höheren Formen gegeben ist, sondern die Verbindung zwischen den Wirbeln nur durch Faserringe gebildet wird, die den frühesten Intervertebralbildungen der höheren Formen entsprechen. Doch schiebt sich hier der Intervertebralring in die vertebrale Partie zwischen die Chorda und die auf ihr lagernde Knochenhülse hinein. *Hatteria* schließt sich an die Ascalaboten an, da die Schwanzwirbel eine rein amphicöle Form zeigen, während die Chorda im Rumpf fast zylindrisch verläuft und nur durch den Chordaknorpel eingeengt wird. Nach der Schilderung von Schauinsland scheinen die ersten Entwicklungsvorgänge ähnlich wie bei *Tropidonotus* zu verlaufen. Er unterscheidet außer einem kranialen und kaudalen Sklerotomteil noch einen dritten, medialen, von dem die Entwicklung des Intervertebralringes ausgehen soll. Doch finde ich die Zellen der Intervertebralschichte von jenen der wirbelbildenden ursprünglich nicht verschieden, sondern sie nehmen nur dadurch einen besonderen Charakter an, daß sie im Gegensatz zu den anderen unverknorpelt bleiben.

Bei *Hatteria* bleibt der Intervertebralring erhalten und wird nicht durch die Gelenkbildung umgewandelt. Während sich im

Schwanz die Knochenhülsen direkt auf die Chorda ablagern, findet im Rumpf eine knorpelige Präformierung der Wirbelsäule statt.

Schauinsland nimmt an, daß sich an der Bogenbildung zwei Sklerotomteile beteiligen und beschreibt daher für jeden Sklerotomteil einen gesonderten Knorpelherd, also im ganzen vier Anlagen, die aber bald paarweise verschmelzen. Im primären Wirbelkörper findet gleichfalls eine Verknorpelung statt. Zwischen Bogenbasen und Wirbelkörper persistiert anfangs eine dünne, unverknorpelte Schichte. Die Verknorpelung im primären Wirbelkörper soll von den Enden desselben ausgehen, während ich sie vom Zentrum ausgehend beobachtet habe.

Der Gang der Verknöcherung, sowohl der periostalen als auch der enchondralen, mit Durchbrechung der Knochenlamelle an vier Stellen wird ähnlich beschrieben, wie ich es bei *Tropidonotus* gesehen habe.

Intercentra, die am Intervertebralring angeheftet sind, werden für *Hatteria* beschrieben und von Schauinsland als Rudimente der unteren Bogen erklärt. Wie schon erwähnt, sind bei der Ringelnatter die unteren Bogen kranialwärts verschoben. Ihre Verknorpelung und Ossifikation wurde schon beschrieben und entspricht den Vorgängen bei den oberen Bogen. Die unteren Bogen der Reptilien sind von den Fischrippen abzuleiten (Hatschek [10]), während die Vierfüßerrippen von den meisten Autoren als Abgliederungen des Systems der unteren Bogen angesehen werden. Ontogenetisch ist jede Andeutung eines solchen Zusammenhanges verschwunden.

Die Fortsetzung der unteren Bogen in den Rumpf, die als Verschmelzung der rudimentär gewordenen Basalstümpfe auftritt, wird auch von Goette für die *Ascalaboten* konstatiert. Gadow beobachtet das Interzentrum, als Anhang des zum Intervertebralring reduzierten Basiventrale. Nach seiner Auffassung bildet sich der Wirbelkörper aus zwei Stücken, dem Zentrum und den Basidorsalia, was dem primären Wirbelkörper und den Bogenbasen entspricht, die von den anderen Autoren als Bildungselemente des Wirbelkörpers bezeichnet werden.

Als Hauptergebnisse meiner Arbeit fasse ich folgende zusammen:

1. Die erste Anlage des Achsenskeletts erscheint in der Form von streifenförmigen Verdichtungen, welche die Anlagen der Bogenbasen, Querfortsätze und Rippen bilden.

2. Die Wirbelkörper entstehen aus der Perichordalschichte und sind in frühen Stadien von den Bogenbasen zu unterscheiden, mit denen sie später verschmelzen.

3. Die Verknorpelung geht von drei Knorpelherden aus, von denen sich der erste im Zentrum des Wirbelkörpers, die beiden andern im dorsalen Teil der Neuralbogen entwickeln.

4. Die Verknöcherung wird durch die Degeneration des Knorpels im Zentrum des Wirbelkörpers eingeleitet.

Die Ablagerung von Knochenlamellen geht von der Ventral- und Dorsalseite des Wirbelkörpers und von vier Stellen der Neuralbogen aus.

5. Der Intervertebralring erscheint in frühen Stadien als Grenzlinie im Sklerotom. Er besteht aus unverknorpelt gebliebenem, faserigem Bindegewebe, das später in die Gelenkbildung mit einbezogen wird.

6. Die Chorda wird intervertebral eingeschnürt und im Laufe der Entwicklung zuerst innerhalb des Gelenkes, dann auch vertebral fast vollständig abgeschnürt.

7. Im Rumpf erscheinen unpaare Knochenspangen (Intercentra), die sich im Schwanz in die paarigen, unteren Bogen gabeln. Die unteren Bogen werden kranialwärts auf den Wirbelkörper verschoben.

Zum Schlusse meiner Arbeit erlaube ich mir Herrn Professor Dr. Hatschek für Überlassung eines Arbeitsplatzes und Anregung des Themas, Herrn Professor Dr. Schneider und Herrn Privatdozenten Dr. Joseph für ihre Unterstützung meinen Dank auszusprechen.

Wien, am 20. Juli 1908.

Erklärung der gebrauchten Abkürzungen.

Ch = Chorda.
I = Interprotovertebralgefäß.
N = Nerv.
Ec = Ektoderm.
M = Myotom.
Sd = dunkler Sklerotomteil.
Sh = heller Sklerotomteil.
p = Perichordalschichte.
Ig = Intervertebralgrenze.
C = Costa.
Wk = Wirbelkörper, resp. Knorpelanlage des Wirbelkörpers.
Pt = Processus transversus.
G = Ganglion.
Pl = Periostlamelle.
Mh = Markhöhle.
Hs = Hypochordalspange.
Ic = Interzentrum.
Gk = Gelenkknorpel
HB = Haemalbogen.
Lh = Lymphherz.
Gh = Gelenkhöhle.
Fn = Foramen nutritium.

Tafelerklärung.

Abbildung 1: Frontalschnitt durch den Rumpf in der Höhe der Chorda durch ein sehr junges Stadium.

Abbildung 2: Frontalschnitt in derselben Höhe durch ein etwas älteres Stadium, wo bereits die Perichordalschichte ausgebildet ist.

Abbildung 3: Frontalschnitt durch den Rumpf mit Knorpelanlage im Wirbelkörper.

Abbildung 4: Frontalschnitt durch ein Stadium, in dem die Verknorpelung der Wirbelsäule bereits erfolgt ist.

Abbildung 5: Frontalschnitt durch ein viel älteres Stadium mit ausgebildetem Gelenk und deutlich entwickelter Markhöhle.

Abbildung 6: Übersichtsbild einem Stadium entsprechend, wie es in Fig. 3 im Detail gezeigt worden ist.

Abbildung 7: Übersichtsbild, welches dem in Abb. 4 abgebildeten Detailbild entspricht.

Abbildung 8: Übersichtsbild eines Frontalschnittes, der sich dem Alter nach an Abb. 7 anschließt und jünger ist als der auf Abb. 5 gezeichnete Schnitt. Der Schnitt ist schief geführt, so daß links Rippen und Querfortsätze im Zusammenhang, rechts jedoch die Rippen höher oben nur an ihrem Endteil getroffen sind. Im Zentrum des Wirbelkörpers erscheint die Verkalkungszone.

Abbildung 9: Querschnitt durch ein älteres Stadium mit weit vorgeschrittener Ossifikation. Der Schnitt trifft die Markhöhle und die 4 Foramina nutritia.

Abbildung 10: Querschnitt durch ein gleichaltriges Stadium, in dem der noch unzerstörte Knorpelrest und der Gelenkknorpel getroffen ist.

Abbildung 11: Sagittalschnitt durch einen Wirbelkörper im selben Stadium wie das des vorhergehenden Schnittes.

Abbildung 12: Querschnitt durch die Übergangsregion zwischen Rumpf und Schwanz mit wohl ausgebildeter Hypochordalspange.

Abbildung 13: Übergangsstelle, an der sich die Hypochordalspange beiderseits nach unten zu biegen beginnt.

Abbildung 14: Querschnitt, auf dem sich die erste knorpelige Anlage des Interzentrums zeigt.

Abbildung 15: Querschnitt durch den Schwanz, wo sich die ersten Knorpelanlagen der paarigen, unteren Bogen zeigen.

Abbildung 16: Querschnitt durch die Schwanzregion eines ziemlich alten Stadiums mit wohl ausgebildeten Hämalbogen.

Abbildung 17: Querschnitt durch die Übergangsregion zwischen Rumpf und Schwanz mit Ausbildung der Lymphapophysen.

Literaturverzeichnis.

1. Baldus, Die Intervertebralspalte v. Ebners und die Querteilung der Schwanzwirbel von *Hemidactylus*. Dissertation, Leipzig 1901.
2. Corning, Über die sogenannte Neugliederung der Wirbelsäule und über das Schicksal der Urwirbelhöhle bei Reptilien. Morphologisches Jahrbuch. Band XVII, 1891.
3. v. Ebner, Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften, Wien. Band XCVII. 3. Abteilung, 1888.
4. Derselbe, Dieselbe Zeitschrift, Band CI. 3. Abteilung, 1892.
5. Froriep A., Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1883 und 1886.
6. Gadow, On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. Transactions of the Royal Society of London. Volume 186, 1896.
7. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
8. Goette, Über die Zusammensetzung der Wirbel bei den Reptilien. Zoologischer Anzeiger. Bd. 17, 1894.
9. Derselbe, Über den Wirbelbau bei Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band 62, 1897.
10. Hatschek, Die Rippen der Wirbeltiere. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. III. Berlin 1889.
11. Howes und Swinnerton, On the development of the sphenodon punctatum. Transactions of the Zoological Society, London 1901.
12. Kollmann, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.

13. Männer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band 66, 1899.

14. Rathke, Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.

15. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelsäule. Berlin 1855.

16. Salle, Untersuchungen über die Lymphapophysen der Schlangen und Saurier. Göttingen 1881.

17. Schauinsland, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. Archiv für mikroskopische Anatomie. 56. Band, 1900.

18. Derselbe, Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Im Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig. 3. Band, 2. Abteilung.

19. Schultze O., Über embryonale und bleibende Segmentierung. Anat. Anzeiger. Ergänzungsband 1896.

Über die im Golfe von Triest vorkommenden Medusen der Gattungen Irene und Tima.

Von **Valeria Neppi.**

(Mit 5 Textfiguren.)

Irene (Tima) pellucida wird von CLAUS[1]) mit Recht als eine jener Hydroidquallen, die im Winter am häufigsten in der Adria vorkommen, bezeichnet. Während er sie mit der von WILL als *Geryonia pellucida* beschriebenen Meduse mit Sicherheit identifiziert, unterscheidet er sie von der von HAECKEL beschriebenen *Irene pellucida*, weil die von ihm untersuchte Triester Form der an den Randwarzen ansitzenden Spiralcirren durchaus entbehrt.

Nun hatte ich Gelegenheit, bei einer Arbeit über diese Gattung der Hydroidquallen größere Schwärme der in Triest vorkommenden Form zu beobachten und war in den Stand gesetzt, wenigstens die Frage über die von CLAUS hervorgehobenen Unterschiede zwischen *Geryonia pellucida* WILL und *Irene pellucida* HAECKEL aufzuklären. Ich fand nämlich, daß bei den Medusen, welche aus den in den Triester Hafen eintretenden Strömungen gefischt wurden, die mit dem Namen *Irene (Tima) pellucida* zu bezeichnen waren, schon äußerlich zwei Formen zu unterscheiden waren, und meine auf Grund der einfachen Beobachtung mit freiem Auge gewonnene Überzeugung fand bei einer genaueren Untersuchung des Materials völlige Bestätigung.

Bevor ich zur näheren Besprechung beider Formen eingehe, fühle ich mich ganz besonders verpflichtet, auch an dieser Stelle dem hochgeehrten Herrn Prof. Dr. C. CORI für die Überlassung der

---

[1]) CLAUS C., Beiträge zur Kenntnis der Geryonopsiden- und Eucopidenentwicklung in Arbeit. aus dem zoologischen Institute der Universität Wien und der zoologischen Station Triest, Tom. IV, 1881, pag. 14—23.

Arbeit und für die freundliche Unterstützung bei derselben meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Obgleich das Vorhandensein beziehungsweise das Fehlen der Cirren an der Basis der Randtentakeln und Randtuberkeln das sicherste und wichtigste Unterscheidungsmerkmal der beiden von mir beobachteten Formen bildet, zeigen diese trotz ihrer großen Variabilität mehrere andere konstante Charaktere.

Fig. 1 und Fig. 2 sollen von beiden Formen je eines der größten von mir gefundenen Exemplar in der Vergrößerung 3:2 zur Anschauung bringen. Fig. 1 u. Fig. 1*a* stellen jene Form dar, die der Cirren entbehrt und die der von Claus mit *Geryonia pellucida* Will identifizierten Form entsprechen dürfte, wie man sich durch den Vergleich mit den von Claus[1]) herrührenden Abbildungen leicht

Fig. 1.

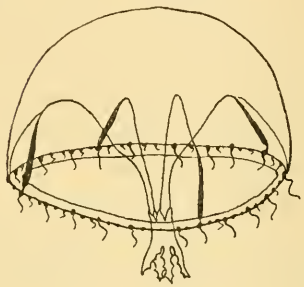
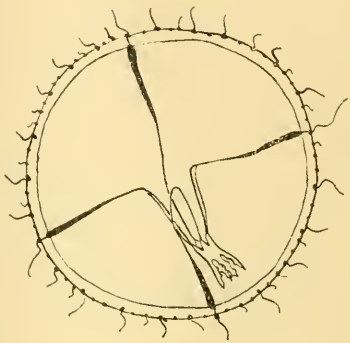


Fig. 1*a*.



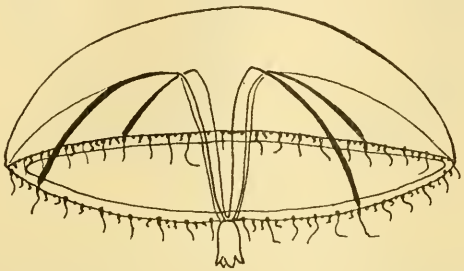
überzeugen kann. Der größte Durchmesser des Schirmes schwankt zwischen 10 und 25 *mm*, meistens unter 20 *mm* (nur 6 Exemplare unter 10 *mm*, das kleinste 4·5 *mm*, alle wenigstens mit den Anlagen der Gonaden), die Umbrella ist stark konvex, die Subumbrella konisch vorgewölbt (in einem analogen Falle bei *Eutimum elephas* sagt Haeckel[2]) „Magenstiel von der flach konischen Basis scharf abgesetzt", indem er die Vorwölbung als Magenstielbasis auffaßt), der Magenstiel konisch, mäßig lang, der aus der Schirmhöhle etwas hervorragende Magen hat vier lange, stark kontraktile Mundlappen, die ebenso lang oder länger als die

[1]) l. c., Taf. III, Fig. 21—23 und 27—28.

[2]) Haeckel E., System der Medusen, I, 1879, pag. 190, Atlas Taf. XII, Fig. 10.

Magenröhre sind. Ihrem Bau nach entsprechen dieselben den von Claus[1]) für *Aequorea Forskalea* beschriebenen Mundanhängen. Sie besitzen an der Innenseite einen Skelettstrang als Stützapparat und einen mächtigen Muskel, so daß in der Mitte des Läppchens ein Radialstreifen hervortritt und die Seitenränder mehr oder weniger gekräuselt erscheinen. Die Magenröhre bildet vier Magentaschen, aus welchen die vier Radiärkanäle ihren Ursprung nehmen. Nur ein kleiner Teil letzterer ist mit Gonaden besetzt, welche nahe am Schirmrande anfangen, wo sie freilich einen kleinen Teil frei lassen, und ein Viertel bis höchstens zwei Drittel des umbrellaren Verlaufes der Radiärkanäle einnehmen. Die Gonaden sind dick, wulstig, bisweilen etwas gekräuselt. Am Schirmrande unterscheidet man leicht schon unter der Lupe die Randtentakeln (bis 28) mit sehr langen Fäden, welch letztere bei vollständiger Ausstreckung

Fig. 2.



den Durchmesser des Schirmrandes übertreffen können, die Randtuberkeln (bis 97) und endlich die Randbläschen (bis 81). Das Tier ist farblos und durchsichtig, die Gonaden aber und der Magen zeigen bei durchfallendem Lichte einen spangrünen Anflug, bei auffallendem Lichte sind sie lichtbraun. Die jüngeren Exemplare sind noch stärker gewölbt und ihre Form entspricht einer unter den oben erwähnten Abbildungen von Claus.[2]) Bei denselben sind die Randtentakeln ganz und die Randtuberkeln ziemlich regelmäßig verteilt, nicht aber die Randbläschen. Eine regelmäßige Anordnung der Randtentakeln ist nur bis zur Zahl 16, also bis zu den Tentakeln dritter Ordnung zu verfolgen.

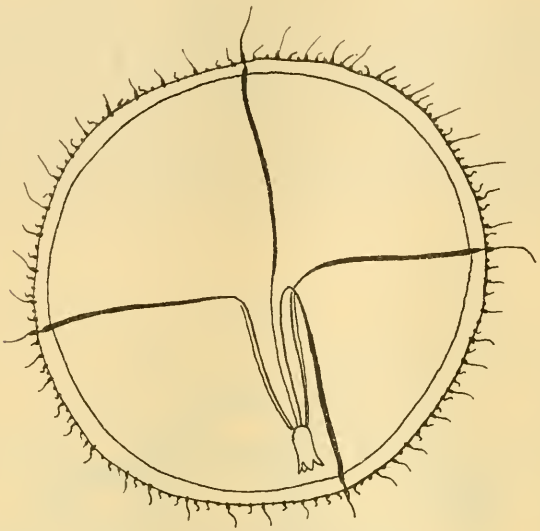
---

[1]) Claus C., Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen, Prag u. Leipzig 1883, pag. 62.

[2]) l. c. Taf III, Fig. 27.

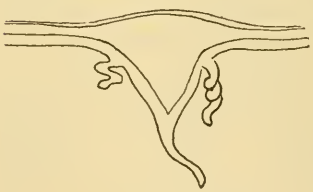
Fig. 2 u. Fig. 2 *a* sollen die cirrentragende Form veranschaulichen und der bei starker Vergrößerung abgebildete Teil des Schirmrandes (Fig. 2 *b*) zeigt die sowohl an den Randtentakeln als an den Randtuberkeln ansitzenden Cirren; in dieser Beziehung entspricht also diese Form der *Irene pellucida* HAECKEL.

Fig. 2 *a*.



Der Durchmesser des Schirmrandes schwankt hier zwischen 10 und 40 *mm* (nur 5 Exemplare unter 10 *mm*, unter welchen das kleinste von 2 *mm* ohne Gonaden), meistens über 20 *mm*. Der Schirm ist flach, uhrglasförmig, der Magenstiel konisch, sich allmählich verschmälernd und ziemlich lang, so daß der Magen, wenn auch die Decke der Glockenhöhle nicht vorgesenkt ist, aus letzterer meistens hervorragt. Der Magen ist trichter- oder glockenförmig mit vier kurzen einfachen Mundlappen, die stets kürzer als die Magenröhre sind; ist er trichterförmig, dann bilden sich vier deutliche Mundfalten. Die Gonaden erstrecken sich an den Radiärgefäßen in Form bald dünner, bald dickerer Fäden vom Schirmrande gewöhnlich bis zum Magenstiele, manchmal auch längs eines Teiles desselben. Am Schirmrande lassen sie meistens das Ende des Radiärkanals frei, doch reichen sie bisweilen bei den größeren Exem-

Fig. 2 *b*.



plaren bis zum Rande. Nur in einem einzigen Falle erstreckten sich die Gonaden mit gleichmäßiger Dicke bis zum Magen. Randtentakeln zählte ich bis 48, mit mäßig langem Faden, der nie den Durchmesser des Schirmrandes erreicht. Randtuberkeln bis 191. Der Basalbulbus ist vom Faden nicht so scharf abgesetzt wie bei der cirrenlosen Form. Sowohl an der Basis der Randtentakeln als der Randtuberkeln sitzen einer- oder beiderseits Cirren; sie sind bald gestreckt, bald spiralig aufgerollt und lassen sich nur hie und da bei stärkerer Vergrößerung sehen. Die Randbläschen (bis 55) bleiben in der Zahl hinter den Randtuberkeln weit zurück und sind zwischen denselben unregelmäßig verteilt; unter der Lupe sind sie schwer zu unterscheiden. Farbe und Durchsichtigkeit verhalten sich wie bei der cirrenlosen Form. Bei ganz jungen Exemplaren ist der Magenstiel sehr kurz oder fehlt, sonst entsprechen sie in der Form den ausgebildeten Medusen. Auch hier sind die Randtentakeln nur bis zu jenen dritter Ordnung regelmäßig verteilt. Als weiteres Unterscheidungsmerkmal möchte ich die zartere Beschaffenheit der Gallerte erwähnen; denn während die Exemplare der cirrenlosen Form in Formol ziemlich widerstandsfähig werden und durchsichtig bleiben, sind die cirrentragenden Medusen weniger günstig zur Konservierung, indem sie schlaffer und etwas trüb werden.

Bemerkenswert ist es, daß die bekannte parasitische Aktinie Halcampa die cirrentragende Form mit Vorliebe angreift. Während jene höchst selten und gewöhnlich in einem einzigen Exemplar an der cirrenlosen Form zu finden ist, sind wenigstens in den Wintermonaten die cirrentragenden Medusen selten von diesem Parasiten frei und meistens ist eine und dieselbe Qualle von mehreren Halcampen an den verschiedensten Stellen zugleich befallen. An einer cirrentragenden Meduse zählte ich sogar dreizehn solcher parasitischer Aktinien. Einige mitgefischte Octorchis waren häufiger von Halcampa angegriffen als die cirrenlosen Medusen.

Nun erhebt sich die Frage, ob die cirrentragende Form mit *Irene pellucida* Haeckel i. e. S., das heißt mit der von Haeckel [1]) beschriebenen und abgebildeten übereinstimmt und ob die cirrenlose Form mit *Geryonia pellucida* Will identisch ist.

Da Haeckel [2]) unregelmäßig zwischen den Randwarzen verstreute Cirren erwähnt, so ist es wahrscheinlich, daß er nur cirren-

[1]) E. Haeckel, Das System der Medusen, Atlas, 1879, Taf. XII, Fig. 1.

[2]) l. c. pag. 201.

tragende Exemplare beobachtet hat und diese Form mit der von früheren Autoren beschriebenen Art identifizierte, indem er es vielleicht den mangelhaften Angaben zuschrieb, wenn die Cirren unerwähnt blieben, und die übrigen Unterschiede als Folge der außerordentlichen Variabilität annahm. In der Speciesdiagnose heißt es, daß der Schirm flachgewölbt bis halbkugelig ist, was für die cirrentragenden Medusen nicht vollkommen stimmt, da sie nur bei starker Kontraktion halbkugelig erscheinen. Der Magenstiel ist nach HAECKEL konisch, ebenso breit als lang und der Magen halb so lang als der Magenstiel. Wie Fig. 2 zeigt, ist bei der cirrentragenden Form der Magenstiel schlanker und das Verhältnis zwischen seiner und der Magenlänge weit größer. Die Gonaden sollen nur die Enden der Radiärkanäle frei lassen, während ich sie gewöhnlich nur bis zur Basis des Magenstieles verfolgen konnte. Die anderen Charaktere wie die Form des Magens, die Zahl der Randtentakeln, der Randwarzen und der Randbläschen und die Größe würden übereinstimmen.

HAECKEL[1]) verweist für die spezielle Beschreibung auf eine von ihm selbst veröffentlichte frühere Arbeit.[2]) In derselben entsprechen einige Angaben meinen Beobachtungen besser, so z. B. daß der Schirm sehr flach gewölbt, uhrglasförmig, sehr zart, dünnwandig und wasserhell ist und daß die reifen Gonaden als vier dünne zylindrische Wülste längs der vier Radiärkanäle vom Grunde des Magenstieles bis nahe zum Zirkelkanale reichen. Die Länge des Magenstieles, welche nur $^1/_5$—$^1/_6$ vom Schirmdurchmesser betragen sollte, und die der Fäden der Haupttentakeln, die oft den Schirmdurchmesser erreichen und selbst übertreffen, würden nicht übereinstimmen.

Was die cirrenlose Form betrifft, so gibt CLAUS[3]) für seine mit *Geryonia pellucida* WILL identifizierte *Irene (Tima) pellucida* an, daß sie 40—60 *mm* erreichen kann, während ich unter den cirrenlosen Medusen Exemplare von höchstens 25 *mm* größtem Durchmesser fand; entsprechend bleibt auch die Zahl der Randbläschen, nicht aber die der Randfäden, in welcher Randtentakeln und Randtuberkeln inbegriffen sind, hinter der von CLAUS angegebenen zurück. Ihr Zahlenverhältnis stimmt darnach auch nicht überein, denn nach

[1]) l. c. pag. 201.

[2]) E. HAECKEL, Beschreibung neuer craspedoter Medusen aus dem Golfe von Nizza. Jenaer Zeitschr., Vol. I, pag. 332, *Tima Cari*, 1864.

[3]) l. c. pag. 20.

Claus sind weit mehr Randbläschen als Randfäden vorhanden, während ich bald mehr, bald weniger Randbläschen als Randfäden fand, doch immer nur relativ kleine Abweichungen bemerkte. Randcirren hat Claus stets vermißt.

Da aber die Abbildungen von Claus[1]) mit der von mir beobachteten cirrenlosen Form völlig übereinstimmen, so wäre ich trotzdem geneigt, dieselbe mit der von Claus als *Irene (Tima) pellucida* beschriebenen Qualle zu identifizieren, während die zwei von Claus[2]) abgebildeten jungen cirrentragenden Medusen ohne Zweifel junge Exemplare der flachen cirrentragenden Form sind, wie er übrigens schon vermutete.

Einige von Claus unerwähnte sekundäre Merkmale von *Geryonia pellucida*, welche Will[3]) angibt, stimmen auch nur mit jenen der cirrenlosen Form überein. Er bemerkt nämlich, daß der Fundus des Magens in vier kleine stumpfe Warzen endigt (die vier Magentaschen), welche vom Anfange der Radiärkanäle umfaßt werden, und daß die Geschlechtsdrüsen gewundene Schläuche sind, was bei dieser Form häufiger vorkommt als bei der cirrentragenden, obwohl die Gonaden bei beiden in der Regel gestreckt sind. Nach Will beläuft sich die Größe auf einen Zoll, was mit meinen Messungen (bis 25 *mm*) fast übereinstimmt. Auch Will beobachtete eine ganz junge Form mit 16 Randfäden und von nur 2 Linien Durchmesser, deren Scheibe gewölbter war. Ich stimme also bezüglich der cirrenlosen Form folgender Schlußfolgerung von Claus[4]) bei: „Indessen ist unsere Triester *Irene* unzweifelhaft mit Wills *Geryonia pellucida* von Triest identisch, für welche auch in Wills Beschreibung besondere Randcirren nicht erwähnt werden, und die mit Wills *Geryonia pellucida* identifizierte Form, nach welcher die Artbeschreibung von E. Haeckel entworfen ist, bezieht sich auf eine ganz andere Spezies.“ Während aber Claus nur die zwei schon erwähnten unreifen Exemplare von cirrentragenden Medusen fand, wurden meinerseits immer beide Formen zugleich, obwohl in sehr schwankendem Mengenverhältnisse gefischt, und es würde die cirrentragende Form mit der *Irene pellucida* Haeckel i. e. S. identisch sein, die nach ihm auch in Triest vorkommen soll.

[1]) l. c. Taf. III, Fig. 21—23, 27—28.
[2]) l. c. Taf. IV, Fig. 31—33.
[3]) Will, Horae tergestinae, pag. 70—73, 1844.
[4]) C. Claus, l. c. pag. 20.

Vielleicht sind mit der cirrenlosen Form *Dianaea gibbosa* Lamarck[1]), *Oceania gibbosa* Péron et Lesueur[2]), *Eirene gibbosa* Eschscholtz[3]) und *Tima gibbosa* Agassiz[4]) identisch, bei welcher der Speziesnamen auf die starke Wölbung deutet; die übrigen Merkmale genügen jedoch bei diesen ebensowenig als bei den anderen in *Irene pellucida* Haeckel enthaltenen Formen, um die Identität festzustellen. Eschscholtz charakterisiert die Gattung *Eirene* durch das Vorhandensein von gefiederten Armen an der Spitze des Stieles, welche viel deutlicher bei der cirrenlosen als bei der cirrentragenden Form sind, da bei letzterer der Magen ganz kurze Mundlappen hat.

Es wird also bei den mangelhaften Angaben eine sichere Identifizierung mit den von älteren Autoren beschriebenen nahen Medusenarten kaum möglich sein, jedoch sehen wir uns auf Grund der festgestellten Tatsachen genötigt, die *Irene pellucida* Haeckel in zwei Arten zu sondern. Wie oben auseinandergesetzt wurde, haben wir die feste Überzeugung gewonnen, daß die in Triest vorkommende cirrentragende Form der *Irene pellucida* Haeckel i. e. S., d. h. der von ihm beobachteten und früher als *Tima Cari* beschriebenen Form entspricht, und daß die cirrenlose Form mit der *Geryonia pellucida* Will identisch ist. Nach den von Haeckel festgestellten Differentialcharakteren von *Irene* und *Tima* (für *Irene:* Magenstiel kurz, Gonaden auf einen Teil der Radiärkanäle beschränkt; für *Tima:* Magenstiel lang, Gonaden längs der ganzen Radiärkanäle) sollten beide als *Irene*-Arten betrachtet werden. Schon Haeckel erhob aber einige Zweifel über den Wert der Trennung von *Irene* und *Tima* und Claus[5]) fand, daß für die cirrenlose *Geryonia pellucida* eine neue Gattung aufgestellt werden müßte, „wenn es sich bestätigen sollte, daß die übrigen in *Irene pellucida* Haeckel enthaltenen Formen . . . . . wirklich cirrentragend sind", weil nach Haeckel „das Vorhandensein von Spiralcirren für sämtliche Ireniden (*Irenium*, *Irene* und *Tima*), also auch für *Irene* als Gattungsmerkmal hervorgehoben" wird. Haeckel hat jedoch dasselbe nicht bei allen Arten festgestellt. Die Trennung der Genera *Irene* und *Tima* wäre nach Claus[6]) eben auf Grund des

[1]) Lamarck. Animaux sans vertèbres. Vol. III, pag. 156, 1840.
[2]) Péron et Lesueur, Tableau etc., pag. 346, 1809.
[3]) Eschscholtz, System der Acalephen, pag. 94, 1829.
[4]) Agassiz, Monogr. Acal. Contrib. IV, pag. 362, 1862.
[5]) l. c. pag. 14.
[6]) l. c. pag. 15.

Mangels, beziehungsweise des Vorhandenseins von Spiralcirren durchzuführen, zumal die von Haeckel verwerteten Differentialcharaktere „sowohl an sich von untergeordneter Bedeutung als höchst variabel und und nicht einmal innerhalb derselben Art konstant erscheinen", und Claus möchte die cirrenlosen Formen in das Genus *Irene* aufnehmen.

Nach dem Vorschlage von Claus würden also zu der Gattung *Irene* nur jene Ireniden mit zahlreichen Tentakeln gehören, welche cirrenlos sind, während diejenigen, welche Randcirren tragen, in die Gattung *Tima* aufzunehmen wären. Nach Haeckel ist das Vorhandensein von Cirren nur bei seiner *Irene pellucida*, bei *I. viridula* und bei *Tima Teuscheri* sicher festgestellt; bei *I. gibbosa* und bei *I. coerulea* ist es fraglich, bei den anderen Timen werden keine Cirren erwähnt.

Dem Vorschlage von Claus folgend, ist demnach für die von mir beobachtete und mit der *Geryonia pellucida* Will identifizierte cirrenlose Form die Bezeichnung *Irene pellucida* Will beizubehalten; für die cirrentragende möchte ich die neue Bezeichnung *Tima plana* wählen. [1])

Zum Schlusse möchte ich noch erwähnen, daß ich einige wenige Exemplare fand, welche gewisse Besonderheiten zeigten. Bei zehn Exemplaren, die teils der cirrentragenden, teils der cirrenlosen Form angehörten, zeigte sich nicht weit vom Schirmrande ein weißer dünner Ringstreif, der eine durch Kontraktion gefältelte Zone umfaßte, die etwa doppelt so breit als das Velum war. Dies schien für die *Irene*-Exemplare um so merkwürdiger, weil sie in der Regel nach der Konservierung schlaff und ausgebreitet sind; später fand ich jedoch unter denselben auch kontrahierte Exemplare, die aber keinen solchen Streifen, sondern eine breite, weißliche, undurchsichtige Zone gegen den Schirmrand aufwiesen; es dürfte vielleicht das verschieden modifizierte Aussehen darauf zurückzuführen sein, daß im Kontraktionszustande bald nur ein Teil, bald die ganze Schichte der kreisförmig verlaufenden Muskelfasern an der Subumbrella kontrahiert wird.

[1]) Zu meinem Bedauern muß ich an dieser Stelle erwähnen, daß in einer im Archiv für Entwicklungsgeschichte zu erscheinenden Arbeit über Anomalien bei diesen Medusen, welche schon gedruckt vorliegt, die cirrentragende Form *Irene pellucida*, die cirrenlose *Tima Willi* heißt, welche Namen nach reiflicher Überlegung, wie oben angeführt, zu ändern sind.

Bei vier anderen cirrentragenden Exemplaren war der Magen typisch durch Ausstülpung umgestaltet. Es traten am Grunde vier dicke, rundliche, papillöse Vorsprünge hervor, welche von den vier kurzen Mundlappen umgeben waren. Der Magenstiel war dabei stark verkürzt.

Häufig fand ich das Magenrohr mit Nahrung vollgestopft, die aber schon so stark verändert war, daß es mir nicht gelang zu bestimmen, um was es sich handle; einmal schien es eine Appendicularia, ein anderes Mal ein Fischembryo zu sein.

Nachträglich möchte ich eine vorläufige Bemerkung Hartlaubs[1]) anläßlich seiner Bearbeitung der Eucopiden des nordischen Planktons bezüglich der von ihm geplanten neuen Klassifikation der Ireniden erwähnen, nach welcher unsere cirrenlose *Irene pellucida* Will ihren Namen behalten würde, während unsere cirrentragende *Tima plana* zu der neuen Gattung *Helgicirrha* gerechnet werden müßte, „die sich von *Irene* durch den Mangel von Mundarmen und den Besitz von Cirren", von den Gattungen *Tima* und *Timona* (neu) dadurch unterscheidet, daß die Gonaden nur an der Umbrella und nicht am Magenstiel vorkommen.

Triest, k. k. zoologische Station, im Juli 1909.

[1]) C. Hartlaub, Über Thaumantias pilosella Forbes und die neue Lafoëidengattung Cosmetira. Zool. Anz., XXXIV, pag. 86, 1909.

Die Turbellarienfauna des Golfes von Triest.

Von Dr. **Heinrich Micoletzky.**

Äußere Umstände, so vor allem mein Weggang von der k. k. Zoologischen Station in Triest nach Czernowitz, zwingen mich, die folgenden Zeilen, die infolge ihrer Unvollständigkeit kein geschlossenes Bild der Turbellarienfauna des Triester Golfes geben können, wie dies bei Aufnahme der Arbeit geplant war, der Öffentlichkeit zu übergeben.

Ich führe nachstehend nicht nur die von mir gesammelten, sondern alle für Triest und Umgebung bekannten marinen Turbellarien an und gebe am Schluß ein Literaturverzeichnis jener Arbeiten, die sich auf das Vorkommen von in Triest gefundenen Strudelwürmern beziehen.

Ich habe meine Aufmerksamkeit vor allen den Acoela, Rhabdocoela und Alloeocoela zugewendet; die Tricladidea, die zufolge ihrer Lebensweise im Sande in der Nähe von Triest dem Sammler weniger zugängig sind, ließ ich so gut wie unberücksichtigt und von Polycladida sammelte ich nur, was mir gerade unterkam. Fast mein ganzes Material entstammt der Zostera marina L.-Region, in welcher die verschiedensten Turbellarien mit Spadella cephaloptera Busch, diversen Mysis-Arten, und zahlreichen anderen Crustaceen vergesellschaftet vorkommen. Eine leichte Dredge, deren Sack aus Kalikostoff bestand, wurde behufs Materialgewinnung durch die Zostera-Wiesen gezogen und das so gewonnene, mit meist sandigem Schlamm versetzte Seewasser in Gläser abgefüllt und ruhig stehen gelassen. Die Turbellarien krochen alsbald aus dem Bodensatz heraus und konnten von den Glaswänden leicht mit der Pipette herausgefangen werden.

I. Acoela. [1])

Familie Proporidae.

Proporus venenosus venenosus (O. Schm.) wurde zuerst von Graff (7, p. 219) für Triest nachgewiesen. Ich fand diese lebhafte Acoele wiederholt,

[1]) Die Bestimmung der Acoela erfolgte nach Graffs (12) vorzüglicher Bearbeitung im „Tierreich".

jedoch stets nur vereinzelt auf Zosterawiesen der Sacchetta, beim Leuchtturm des Hafens von Triest, bei Barcola sowie im Hafen von Parenzo.

Haplodiscus ussowii Sabuss? Im September-Plankton l. J. fand sich viel seltener als Convoluta henseni Böhmig, ein anderes pelagisches acoeles Turbellar, das dem unbewaffneten Auge durch seine dunkelgrünlich-braune Farbe auffiel. Diese Tiere erreichen, lebend gemessen, 1·1 *mm*. Ihre Färbung wird teils durch im peripheren Parenchyme gelegene, ziemlich gleichmäßig angeordnete Zoochlorellen, teils durch 20—40 μ langes, braungelbes, stäbchenförmiges Epithelialpigment bedingt. Die ganze Anatomie dieser Form, so das Fehlen einer Bursa seminalis, der in der Bauchmitte gelegene Mund, der Mangel des Pharynx sowie der Besitz einer Geschlechtsöffnung nahe dem Hinterende wies auf das Genus Haplodiscus Weldon. Die Speziesbestimmung führte hauptsächlich infolge des fehlenden Frontalorganes auf Haplodiscus ussowii Sabuss. Leider ist diese Form, nach der Arbeit Sabussows[1]) zu urteilen, niemals im lebenden Zustande untersucht und beschrieben worden, so daß eine sichere Identifizierung erst beim Studium von Schnittserien möglich sein wird.[2])

Otocelis rubropunctata (O. Schm.) (= Proporus rubropunctatus O. Schm.) wurde durch v. Graff (7, p. 217) für Triest bekannt. Ich fand diese Form im März und April l. J. so häufig im Zosteramaterial der verschiedensten Lokalitäten vor, daß ich sie zu dieser Zeit als Turbellarienleitform verzeichnete. Im allgemeinen pflegt diese Art besonders in der kälteren Jahreszeit häufig vorzukommen und gegen das Frühjahr hin die weibliche Geschlechtsreife zu erreichen. Auch durch Auswaschen von Ulva lactuca (L) Le Jol. und Cystoseira barbata Ag. fand sich diese Form, wenn auch bedeutend weniger häufig als auf Zostera.

Familie Convolutidae.

Aphanostoma diverscolor Oerst., von v. Graff (7., p. 221) für Triest als selten angegeben, fand ich das ganze Jahr hindurch, aber immer vereinzelt, im Zosteramaterial verschiedener Fundstellen. Als Fraßobjekte beobachtete ich öfters Diatomeen.

Convoluta henseni Böhmig.[3]) Diese interessante pelagisch lebende Acoele wurde

---

[1]) Sabussow, H. Haplodiscus ussowii, eine neue Acoele aus dem Golfe von Neapel. Mitteil. d. zool. Stat. zu Neapel, 12. Bd., 1897.

[2]) Nähere Angaben über diese Form, über Convoluta henseni Böhmig und andere acoele Turbellarien, wie z. B. Convoluta elegans Pereyasl. und einen bisher nicht näher bestimmten Proporus sp., die ich gemeinsam mit meinem Freunde Dr. L. Löhner in Triest gefunden habe, wollen wir später an anderer Stelle veröffentlichen.

[3]) Nach einer mir erst später untergekommenen Arbeit hat W. Busch (Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbelloser Seetiere, Berlin 1851, p. 117, t. XIV. f. 11—14) in Triest ein pelagisches Turbellar beobachtet, das er Gyrator viridis nennt und das seiner Beschreibung und Abbildung nach (der Mund liegt nicht am Vorderende!) mit der von mir gesammelten und als Convoluta

bisher nur von Böhmig[1]) im tropisch Atlantischen Ozean, und zwar im Guineastrom und im nördlichen Äquatorialstrom gefunden und nach mit Alkohol konservierten Exemplaren als neue Form beschrieben. Durch Lebendbeobachtung zahlreicher Tiere bin ich in der Lage, Böhmigs Beschreibung zu vervollständigen, will mich aber hier nur auf diejenigen Merkmale beschränken, die für das Erkennen unserer Form nach dem lebenden Objekt von Wichtigkeit sind. Hinzufügen möchte ich noch, daß ich durch das freundliche Entgegenkommen meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professors Dr. L. Böhmig in der angenehmen Lage war, seine Präparate mit den meinigen zu vergleichen.

Convoluta henseni besitzt eine mehr oder weniger runde Körperform; ihr Hinterende ist in eine stumpfe Spitze, jedoch niemals beim lebenden Objekt in ein stumpfes Schwänzchen ausgezogen. Die Farbe des Tieres, ein helles, lebhaftes Grün, wird durch meist klumpenförmig gehäufte, im peripheren Parenchym gelegene Zoochlorellen bedingt, die vor der Statocyste so gut wie fehlen und meist in der Mittellinie weniger dicht auftreten als gegen die Seitenränder hin. Außerdem finden sich keulenförmige Pakete eines körnigen epithelialen Pigments von orange-rotbrauner Farbe, das namentlich bei älteren Individuen mehr hervortritt und meist etwas über die Haut hervorragt. Diese namentlich am Vorderende zahlreich vorhandenen Pigmentpakete waren die Ursache, daß die sehr kleinen lichtorange gefärbten länglichen Augen bisher übersehen worden sind, doch gelang es meinem Freunde L. Löhner, durch Vitalfärbung mit Neutralrot dieselben deutlicher hervortreten zu lassen und, einmal darauf aufmerksam gemacht, sie auch an ungefärbten Objekten konstant nachweisen zu können. An Länge erreicht diese Art 0·68 *mm* bei einer Breite bis zu 0·4 *mm*. Bezüglich der Nahrung sei erwähnt, daß Convoluta henseni zu den gefräßigsten Acoelen gerechnet werden muß. So sah ich mitunter, namentlich gegen den Herbst, die Hauptgeschlechtsperiode hin, fast in jedem Exemplar einen pelagischen Copepoden, der $^3/_4$ bis $^4/_5$ der Gesamtlänge des Wurmes maß; seltener enthielt das Zentralparenchym Diatomeen (Coscinodiscus sp.).

Ich beobachtete diese Acoele von April bis November des vorigen Jahres im Plankton des Golfes von Triest, namentlich aber außerhalb des Golfes von Pirano über die Südspitze Istriens bis in den Quarnero hinein. Durch das liebenswürdige Entgegenkommen meines Chefs, des Herrn Professors Dr. C. Cori, der mir die Fangprotokolle der im Auftrage des Vereines zur Erforschung der Adria in Wien unternommenen systematischen Erforschung der Adria zur Verfügung stellte, bin ich in der angenehmen Lage, über das Auftreten dieses „grünen Turbellars" in der nördlichen Adria in den Jahren 1906—1909 zu berichten. Diese

henseni Böhmig bestimmten Form übereinstimmt. Convoluta henseni Böhmig müßte daher nach den Nomenklaturregeln Convoluta viridis (Busch) genannt werden. Ich behalte mir indes diese Namenänderung bis auf eine ausführlichere Mitteilung vor.

[1]) Böhmig L. Ergebnisse Plankton-Expedit. v. II. Hg. p. 39. t 2, f. 35—40; t. 3, f. 50.

Form trat während der vierteljährlichen Terminfahrten im Jahre 1906 von Ende Juni bis Mitte Oktober, im Jahre 1907 nur im Juli, im Jahre 1908 von Juli bis Mitte November, im Jahre 1909 endlich von Juni bis September im Plankton der nördlichen Adria an verschiedenen Punkten bis südlich zur Bucht von Medolino im Quarnero auf. Das Maximum des Auftretens wurde auch hier im Oktober und November konstatiert. Hierzu möchte jedoch bemerkt werden, daß die Protokollierung der lebenden Planktonfänge lediglich mit einer Lupe zu dem Zwecke erfolgte, um den allgemeinen Charakter derselben festzustellen. Mitunter erlaubten es auch nicht die Umstände, eine solche Prüfung vorzunehmen und in vielen Fällen wurden sicher auch Convoluta übersehen. Es wird daher erst die eingehende Bearbeitung des bei der obenerwähnten Gelegenheit gefischten Planktons vollen Aufschluß über das jahreszeitliche und örtliche Auftreten des in Rede stehenden Turbellars bringen können.

Im Triester Hafengebiet kommt Convoluta henseni fast stets vereinzelt vor; nur wenn südliche Strömungen das Oberflächenplankton, das unsere positiv heliotrope Art hauptsächlich enthält, nordwärts treiben, konnte sie auch da in größerer Anzahl nachgewiesen werden,

Convoluta schultzii O. Schm. lebt niemals pelagisch [1]), sondern wurde stets in der Litoralregion, meist auf Zostera angetroffen. Sie findet sich immer vereinzelt, nur im Mai l. J. verzeichnen sie meine Fangprotokolle bei Punta Salvore als häufigste Form. Von Dezember bis Mitte März trat diese schön grün gefärbte Art nicht auf; im Frühjahr und gegen den Herbst hingegen traf ich sie am häufigsten. Auch scheint sie gegen verschmutztes Wasser empfindlich zu sein und vermeidet daher den Hafen.

Convoluta convoluta (Abbildg.) (= Convoluta paradoxa Oerst.), wies von Graff (7, p. 232) für Triest nach; ich fand sie gleich der vorigen im Zosteramaterial verschiedener Lokalitäten, auch sie ist frischwasserliebend.

Convoluta sordida Graff ist nebst Otocelis rubropunctata die gemeinste Acoele des Triester Golfes. Von Graff (9, p. 62) fand sie bei Triest jedoch nicht häufig, während ich sie in Zosteramaterial besonders zahlreich nachweisen konnte, ja ich fand sie das ganze Jahr hindurch in jedem Materiale, das überhaupt acoele Turbellarien enthielt, so beispielsweise beim Auswaschen verschiedener Algen sowie in von Holzschiffen abgekratztem Material in Gesellschaft von Ciona intestinalis L., Spirographis spallanzani Viv. und diversen Anneliden. Im Jänner und Februar l. J. verzeichnete ich sie am häufigsten; sie befand sich zu dieser Zeit in voller weiblicher Geschlechtsreife. Bezüglich der Reinheit des Wassers stellt sie von allen beobachteten Acoelen die geringsten Anforderungen, ja es scheint, daß die in den Hafen mündenden Kloaken ihr Vorkommen nicht beeinträchtigen, so daß diese Acoelen

[1]) Von Graff (12, p. 17) gibt an, daß diese Form auch pelagisch vorkommt, eine Anschauung, die ihre Berichtigung dadurch erfährt, daß dieser Autor (7, p. 233) den von Busch l. c. beschriebenen Gyrator viridis für die Larve von Convoluta schultzii hält.

im Sinne R. Kolkwitz und M. Marssons [1]) in die Zone der α-Mesosaprobien einzureihen sind.

Convoluta confusa Graff fand ich sehr vereinzelt im Zosteramaterial.

Convoluta hipparchia Pereyasl. sammelte ich nicht selten im Zosteramaterial, fast durchwegs in der forma principalis, nur ein einziges Mal kam mir in dem turbellarienreichen Hafengebiet von Parenzo auch die forma violacea unter.

Convoluta subtilis (Graff) (= Cyrtomorpha sieh v. Graff) erwähnt v. Graff (7, p. 225) aus den Salinen von Capo d'Istria, wo ich leider nicht gesucht habe.

Convoluta elegans Pereyasl. wurde in größerer Anzahl im September l. J. in einigen Aquarien der Zoologischen Station gefunden, so in einem Becken, das seit Jahren mit Spirographis spallanzani Viv. besetzt ist.

Zusammenfassung: Die Gesamtzahl der für Triest und Umgebung gefundenen acoelen Turbellarien beträgt 12; sie verteilen sich auf 5 Genera und 2 Familien. Da bis heute 32 sichere Acoela, die 7 Genera bilden, bekannt sind, entfallen mehr als $^1/_3$ aller bekannten Formen für den Triester Golf, der alle Genera mit Ausnahme von Amphiscolops Graff und dem amerikanischen Polycholrus Mark aufweist. Von diesen 12 Arten leben 2 pelagisch, die übrigen vorzugsweise auf Zostera-Grund.

II. Rhabdocoelida.

1. Uo. Rhabdocoela [2]).

Familie Catenulidae.

Stenostomum sieboldii Graff fand v. Graff (7, p. 257) in wenigen Exemplaren in der Nähe des Leuchtturmes auf Ulven; ich sammelte 2 Stück im Zosteramaterial der Sacchetta in der Nähe des Leuchtturmes, das eine bestand aus 4, das andere aus 3 Zooiden.

Familie Microstomidae.

Microstomum ornatum Ul. beobachtete Sekera (20, p. 81) in Triest; ich fand ein Exemplar beim Leuchtturm im März l. J. im Zosteramaterial.

Microstomum papillosum Graff wurde in Triest im März 1889 von Böhmig (1) gefangen.

Macrostomum timavi Graff fischte Graff (11, p. 82) vor 24 Jahren im Brackwasserhafen von Duino.

[1]) Ökologie der tierischen Saprobien. Beiträge zur Lehre der biologischen Gewässer-Beurteilung. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. und Hydrographie, Bd. II., p. 126—152.

[2]) Die Bestimmung erfolgte größtenteils nach Graffs Rhabdocoeliden-Monographie (7).

Familie Graffillidae.

Vejdovskya adriatica (Dörler) (=Schultzia adr. Dörler). Diese von Böhmig im Triester Hafen gesammelte und von Dörler (5, p. 13—20) beschriebene Art fand ich vornehmlich im Zosteramaterial aus der Sacchetta, aus Barcola, Capo d'Istria etc. Die Länge der Tiere betrug bis zu 0·65 *mm*, die Breite bis zu 0·2 *mm*, mein Material ist demnach etwas größer als die Objekte Böhmigs. Die Färbung und Zeichnung des Tieres ist durch das meist rotbraune Pigment sehr augenfällig gekennzeichnet, das in verschieden großen Tropfen von 2—15 μ Durchmesser bald unregelmäßig, bald mehr oder weniger in Längsreihen angeordnet den ganzen Körper durchzieht, mit Ausnahme der vor den Augen gelegenen Partien, in die es einen medianen Streifen entsendet. Diese Rhabdocoelen fand ich das ganze Jahr hindurch, namentlich aber im Februar l. J. durchaus nicht selten. Herausgefangen, drängten sie sich an einer Stelle der Uhrschale zusammen, ein Verhalten, das mir auch bei Allostoma monotrochum Graff auffiel.

Von parasitischen Turbellarien[1]) dieser Familie sind in Triest folgende Formen gefunden worden:

Paravortex scrobiculariae (Graff) wurde von Wahl (22, p. 453) in Scrobicularia piperata (Gm.) Ad. angetroffen.

Graffilla muricicola Iher. Dieser 1876 von Ihering (14) zuerst gefundene, von v. Graff (7. p. 375) und Wahl (22, p. 450) wieder gesammelte Parasit kommt, wie ich mich gelegentlich der frühjährlichen und herbstlichen Kursdemonstrationen wiederholt überzeugen konnte, ziemlich konstant in der Niere von Murex brandaris L. und Murex trunculus L. vor, mitunter eröffnete ich aber bis zu 12 Murexexemplare beider Spezies erfolglos.

Syndesmis echinorum François fand ich zuweilen massenhaft in Sphaerechinus granularis A. Ag. So enthielten 2 Exemplare dieses Seeigels von Punta Salvore im September l. J. nicht weniger als 160 Stück, während ich wiederholt mehrere Seeigel öffnete, ohne auch nur einen Parasiten zu erhalten. Luther hat dagegen, wie v. Graff (10, p. 21) berichtet, nur in den bei Umago gefischten Sphaerechinus Syndesmis erhalten; die bei Pirano, Punta Salvore (b. Pirano) und Brioni (b. Pola) gedredgeten Seeigel enthielten keine Parasiten.

Umagilla forskalensis Wahl entdeckte Wahl (22, p. 419) in Holothuria forskalii Chiaje.

Familie Dalyelliidae.

Phaenocora salinarum (Graff) (=Derostoma salinarum Graff) fischte v. Graff (7, p. 369—370) vor 30 Jahren in einem Exemplar in den stark salzhaltigen Salinengräben von Capo d'Istria; es wurde seither nicht mehr beobachtet.

Anoplodium parasitica Ant. Schn. wurde für Triest zuerst von Graff (7, p. 378) in der Leibeshöhle von Holothuria tubulosa Gm. nach-

[1]) Diesen wandte ich nur gelegentlich meine Aufmerksamkeit zu.

gewiesen und von Wahl (22, p. 422, 426) in ungeheuren Mengen in den Holothurien der istrianischen Küste beobachtet; auch in Holothuria polii Chiaje fand dieser Autor den Parasiten, Angaben, die ich durchwegs bestätigen kann. Mein Material entstammte der ganzen istrianischen Westküste von Triest bis in den Quarnero hinein.

Anoplodium gracile Wahl entdeckte Wahl (22, p. 427) in der Leibeshöhle von Holothuria forskalii Chiaje bei Triest, sein meistes Material entstammte der Gegend von Umago.

Familie Genostomatidae.

Genostoma tergestinum (Calandr.)

Genostoma marsiliense (Calandr.). Diese beiden Formen schmarotzen im Innern des Schalenpanzers von Nebalia bipes M.-E. Erstere Form wurde bereits von Repiakoff (19) an Nebalia von Triest gefunden, Dörler (5, p. 21) wies außerdem Gen. marsiliense für Triest nach. Auch ich konnte mich wiederholt an Nebaliamaterial, namentlich solchem aus dem Canale grande von dem Vorhandensein dieses Parasiten überzeugen.

Urastoma cyprinae (Graff) lebt im Mantelraum und auf den Kiemen verschiedener Muscheln, so im hohen Norden auf Mytilus edulis L., in der Ostsee in Cyprina islandica L., im Süden endlich in Solen vagina L., wo es sich nach v. Graff (10, p. 27) auch im Triester Material ziemlich häufig vorfindet.

Familie Proxenetidae.

Proxenetes gracilis Graff. Dieses lebhafte, zierliche Turbellar, das zuerst von v. Graff (7, p. 281) für Triest namhaft gemacht wurde, fand ich wiederholt in Gesellschaft von Leptoplana alcinoi O. Schm. und vereinzelter Plagiostomum girardi (O. Schm.) in gekratztem Material aus der Sacchetta beim Leuchtturm in Exemplaren bis zu 1·6 *mm* Länge.

Promesostoma marmoratum (M. Schultze) beobachteten v. Graff (7, p. 272) und Sekera (20, p. 81) in Triest, ich sammelte es sowohl in Zosteramaterial aus der Sacchetta als auch gelegentlich eines Dredge-Zuges auf dem Muschelsandsteingebiet von Punta Salvore in etwa 20 *m* Tiefe.

Paramesostoma neapolitanum (Graff) wurde in der Adria bisher nur von v. Graff (11, p. 90) bei Lesina gefischt, von mir auch in Dredge-Material (siehe oben) von Punta Salvore in ca. 20 *m* Tiefe erbeutet.

Familie Solenopharyngidae.

Solenopharynx flavidus Graff wurde von Graff (7, p. 380) in einem Exemplare an Ulven beim Triester Leuchtturm beobachtet; mir kam diese interessante Rhabdocoele, trotzdem ich viele Kübel mit Ulven durchsuchte, niemals zu Gesicht.

Familie Trigonostomidae.

Trigonostomum setigerum (O. Schm.) (= Hyporhynchus s.). Diese weit verbreitete von Sekera (20, p. 81) für Triest verzeichnete Form fand

ich einmal im Zosteragrund von Punta Salvore. Dieses Exemplar hatte eine Länge von 1·5 *mm*, bei einer Breite von 0·25 *mm*.

Trigonostomum penicillatum (O. Schm.) wurde für die Adria bisher nur von Lesina durch O. Schmidt[1]) bekannt. Meine Fangprotokolle verzeichnen diese Art in verschiedenen Zosteragründen (Sacchetta, Barcola, Parenzo). Es erreicht lebend gemessen eine Länge von 1·5 *mm* bei 0·16—0·18 *mm* Breite. Die von Parenzo stammenden Exemplare besaßen ein schön gelbes Rückenpigment, der Bauch dagegen war, wie man sich durch die Seitenlage des Tieres leicht überzeugen konnte, ungefärbt, desgleichen das Vorderende.

Familie Polycystidae.

Polycystis naegeli Köll. (= Macrorhynchus n.) von v. Graff (7, p. 324) und Sekera (20, p. 81) für Triest nachgewiesen, fand ich im Gegensatze zu den Fundstätten in Lesina und Neapel (Graff, 7, p. 324) stets nur sehr verstreut in Exemplaren, deren Länge niemals 2 *mm* übertraf; ihre Färbung war ein dunkles reines Chromgelb (vgl. Claparède nach Graff 7, p. 323).

Polycystis crocea (O. Fabr.) wurde von Sekera (20, p. 81) der Triester Fauna hinzugefügt.

Polycystis mamertina (Graff) fing v. Graff (7, p. 327) in Triest; ich beobachtete sie wiederholt an Ulven und an Cionamaterial aus der Sacchetta, doch erreichten meine Exemplare nur 0·8 *mm* Länge.

Polycystis reticulata (Sekera) (= Gyrator reticulatus Sekera) wurde von Sekera (20) als neue Art in Triest gefunden.

Zusammenfassung: Von Rhabdocoelen können für Triest und Umgebung 25 marine Arten namhaft gemacht werden, unter denen sich 9 parasitisch[2]), die übrigen freilebend vorfinden. Diese Formen verteilen sich auf 17 Genera und 9 Familien. Da die Gesamtzahl der marinen rhabdocoelen Turbellarien 95 beträgt, beherbergt Triest und Umgebung mehr als $^1/_4$ aller bekannten marinen Formen.

[1]) O. Schmidt, Zur Kenntnis der Turbellaria rhabdocoela und einiger anderer Würmer des Mittelmeeres. Sitzungsber. d. math.-naturw. Kl. d. Akademie d. Wissensch. zu Wien, 23. Bd., p. 355—356.

[2]) Ich möchte es nicht unterlassen, hier einzufügen, daß Triest bzw. die nördliche Adria bei systematischer Durchsuchung noch mehrere parasitische Turbellarien aufweisen dürfte. So halte ich es für wahrscheinlich, daß sich die Mehrzahl der folgenden parasitischen Turbellarien für Triest wird nachweisen lassen, da ihre Wirte der hiesigen Fauna angehören:

Byrsophlebs nana Laidlaw ektoparas. auf Nephthys scolopendroides Chiaje.
Graffilla parasitica (Czern.) in den inneren Organen von Tethys leporina L.
Graffilla brauni Ferd. Schm. in der Leber von Teredo sp.
Graffilla mytili (Levins.) an den Kiemen von Mytilus edulis L.
Collastoma monorchis Dörler im Darm von Phascolosoma vulgare Dies.

2. Uo. Alloeocoela.[1])

Familie Plagiostomidae.

Plagiostomum girardi (O. Schm.) var. major und minor Böhmig, von Graff (7, p. 395) und Böhmig (2, p. 168) für Triest nachgewiesen, gehört im Triester Hafen zu den gemeinsten Erscheinungen. Es ist namentlich in stark verschmutztem Hafenwasser zu finden und im Sinne von Kolkwitz und Marsson (l. c. p. 13) polysaprob, also ein typischer Schmutzwasserbewohner mit der Tendenz in die α-mesosaprobe Zone hinüberzugreifen. Am häufigsten fand ich dieses träge Turbellar mit Bryozoen und Gonothyreastöcken, sowie mit Nebalia und mit Allostoma monotrochum Graff vergesellschaftet im Canale grande des Hafens von Triest, aber auch im Material von Ciona intestinalis L. aus der Sacchetta, dagegen sucht man es in reinen Zosterawiesen meist vergeblich. Hinzufügen will ich noch, daß mich das fast völlige Ausbleiben dieser im Canale grande sonst so sicher anzutreffenden Form im September l. J. überraschte.

Plagiostomum sulphureum (Graff), von v. Graff (7, p. 388) und Böhmig (2, p. 168) für Triest erwähnt, konnte ich in wenigen Exemplaren in den Zosterawiesen der Sacchetta, von Barcola und von Parenzo nachweisen.

Plagiostomum maculatum (Graff). Diese, durch v. Graff (7, p. 398), Böhmig (2, p. 168) und Sekera (20, p. 81) für Triest namhaft gemachte Form erhielt ich wiederholt durch Dredgezüge auf Zosteragrund sowie durch Abkratzen alter Holzschiffe, in diesem Falle mit Ciona intestinalis L. in Biocoenose. Eines dieser Individuen zeigte eine Färbungsanomalie, indem einerseits das schwarze retikuläre Pigment viel weiter nach vorne ging als v. Graff (7, t. XVII, Fig. 14) angibt, andererseits fand sich oberflächlich ein feinkörniges gelbbraunes Pigment.

Plagiostomum reticulatum (O. Schm.) bei Triest von v. Graff (7, p. 391), Böhmig (2, p. 168, 207) und Sekera (20, p. 81) gesammelt, kommt nach meinen Notizen im Zosteramaterial verschiedener Örtlichkeiten wie Sacchetta beim Leuchtturm, Barcola, Pirano und Parenzo nicht selten vor. Diese schöne Form, deren Länge nach meinem am lebenden Objekte angestellten Beobachtungen von 0·96 *mm* bis zu 2·4 *mm* schwankt, trat auch mir, gleich den früheren Untersuchern, in verschieden gefärbten Exemplaren entgegen. So konnte ich nebst der typischen Form mit den zwei getrennten, das Vorder- und Hinterende freilassenden Rückenflecken von bald braunschwarzer, bald kirschroter Färbung noch drei verschiedene Formen unterscheiden. Bei einem Individuum aus der

---

Collastoma minutum Wahl im Darm von Phymosoma granulatum F. S. Leuck.

Fecampia erythrocephala Giard. in Krabben wie Carcinus maenas Leach.

Fecampia xanthocephala Caull.-Mesn. in Idothea neglecta G. O. Sars.

[1]) Die Bestimmung erfolgte größtenteils nach v. Graffs Rhabdocoeliden-Monographie (7), teilweise auch nach Böhmig (2) und Midelburg (16).

Sacchetta begann das rote, retikuläre Pigment vor den Augen und zog als medianer, die Seitenteile freilassender Streifen an das Hinterende; bei einem anderen von Parenzo war der schmutzig kirschrote Pigmentfleck in typischer Anordnung am Vorderkörper ausgebildet, der hintere dagegen auf die Penisregion nach rückwärts verschoben; ein drittes Exemplar endlich, das der Sacchetta entstammt, ermangelte des sich sonst konstant vorfindenden vorderen Pigments, hier war das retikulär-kirschrote Pigment auf den V-förmigen hinteren Fleck reduziert.

Plagiostomum dioicum (Metschn.) fand Böhmig (2, p. 168, 407—412) in 2 Exemplaren in Triest.

Plagiostomum rufodorsatum (Ulj.) fischte ich wiederholt in den Zosterawiesen der Sacchetta und vor dem Leuchtturm. Dieses lebhafte, durch sein zimtbraunes, zwischen Augen und Kopulationsapparat gelegenes Pigment leicht kenntliche alloeocoele Turbellar erreicht im lebenden Zustande eine Länge von 1·3—1·8 *mm* bei einer Breite von 0·26—0·4 *mm*; konservierte Exemplare waren dagegen nur 0·59—0·75 *mm* lang.

Plagiostomum chromogastrum Graff (= Plagiost. siphonophorum Böhmig) beobachtete Böhmig (2, p. 168, 379) in 3 Exemplaren in Triest; ich sammelte diese Form sowohl in Zosteramaterial der Sacchetta als auch in Gekratztem von Holzschiffen, hier in Gesellschaft von Spirographis spallanzani Viv. und Mytilus edulis L. Die Länge der lebenden Tiere schwankt zwischen 0·7—0·85 *mm*, die Breite von 0·26—0·28 *mm*. Konserviert maßen sie 0·43—0·59 *mm* an Länge und 0·29—0·32 *mm* an Breite.

Plagiostomum siphonophorum (O. Schm.) wurde von v. Graff (7, p. 394) in einem Exemplar in Triest gefangen.

Vorticeros auriculatum (Müll.) beobachteten v. Graff (7, p. 400) und Böhmig (2, p. 168, 421) in Triest; ich gewann diese Art durch Auswaschen von Ulven und durch Abkratzen von Schiffen und Holzpfählen. Der Zosteragrund, dem fast mein ganzes Material an gesammelten Turbellarien entstammt, ließ mich beim Suchen nach dieser Form vollständig im Stich. Die von mir lebend gemessenen Tiere hatten eine Länge von 2—3·5 *mm* bei einer Breite von 0·25—0·36 *mm*.

Vorticeros luteum Hallez kam mir nur am 25. November 1908 in 2 Exemplaren aus Zosteramaterial des Hafens von Parenzo unter. Die Tiere waren 3 *mm* lang und 0·3 *mm* breit und dunkelchromgelb pigmentiert.

Plicastoma bimaculatum (Graff). Als diese Form will ich ein Turbellar ansprechen, das zwar in seiner Färbung mit dem von v. Graff (7, p. 395) beschriebenen nicht übereinstimmt, dagegen zeigt es, wie ich mich an Schnitten überzeugen konnte, ganz dieselben anatomischen Verhältnisse, wie sie von Böhmig (2, p. 396—406), der diese Form nach dem einzigen Neapler Exemplar v. Graffs anatomisch-histologisch genau beschrieben hat, schildert. Der Körper dieser interessanten Alloeocoele ist in der Mitte bauchig angeschwollen und mißt lebend $2^1/_2$—4 *mm* an Länge und 0·35—0·38 *mm* an Breite. Die Färbung beruht bei allen von mir untersuchten Exemplaren nicht wie v. Graff angibt, in zwei scharf umschriebenen ziegelroten Pigmentflecken, sondern in gelb- bis rotbraunem, den Darm begleitendem Pigmente, das durch

im lebenden Objekt 12 μ messende Zooxanthellen bedingt ist (vgl. Böhmig 2, p. 209). Es erscheint mir nicht ausgeschlossen, daß v. Graff eine andere Spezies vorlag, so daß das von mir gefundene Turbellar, das sicher ein Plicastoma ist, eine neue Spezies darstellen würde. Diese Verhältnisse gedenke ich später durch eine genaue Untersuchung meines Materials darzulegen. Ich fand diese Form in 6 Exemplaren im Oktober und November 1908 in Zosteramaterial von Barcola und Parenzo.

Familie Pseudostomidae.

Pseudostomum (= Cylindrostoma) **quadrioculatum** (Leuck.) wurde von Böhmig (2, p. 168) und Sekera (20, p. 81) für Triest nachgewiesen.

Pseudostomum klostermanni (Graff) sammelte v. Graff (7, p. 414) in einem, Böhmig (2, p. 447) in wenigen Exemplaren in Triest. Mir begegnete diese Form wiederholt im Zosteramaterial der Sacchetta, Barcola und anderer Örtlichkeiten, namentlich in den Monaten Mai bis Juli 1909, doch niemals besonders häufig.

Monoophorum striatum (Graff) (= Enterostoma str. Graff). Dieser zierlichen, von Graff (7, p. 403), Böhmig (2, p. 435), Sekera (20, p. 81) in Triest gefischten Turbellarien bemächtigte ich mich ziemlich oft sowohl im Zosteramaterial aus der Sacchetta als auch in Gekratztem, das sich hauptsächlich aus Bryozoen und Hydroiden zusammensetzte.

Familie Allostomatidae.

Enterostomum austriacum (Graff), von v. Graff (7, p. 403) aus der Bucht von Muggia bei Triest beschrieben, beobachtete ich in zwei Exemplaren im Februar l. J. im Zosteramaterial aus der Sacchetta. Bemerken möchte ich nur, daß nur diese Form, die in allem mit der von Graff beschriebenen übereinstimmt (charakteristisch gelbes Pigment, Lage des Pharynx und Geschlechtsapparates, Darm als schwarzer Fleck in der Körpermitte), eine Flimmerrinne unmittelbar vor dem Gehirne zu besitzen scheint.

Allostoma monotrochum Graff wurde von v. Graff (7, p. 406) für die Bucht von Muggia verzeichnet und von mir an verschiedensten Zosterawiesen, am häufigsten jedoch vergesellschaftet mit Plagiostomum girardi (O. Schm.) im Canale grande vorgefunden, doch erreichten meine Exemplare bis 1·2 *mm* an Länge, während v. Graff nur 0·7 *mm* angibt. — Einmal fand ich ein Allost. monotrochum mit 5 Augen; vier Augen hatten die normale Trapezlage, das fünfte, größte lag nicht ganz zentral, sondern etwas nach hinten verschoben.

Familie Monocelididae.

Monocelis (= Monotus) **lineata** (Müll.) wurde von v. Graff (7, p. 421) für Triest nachgewiesen.

Monocelis longiceps (Ant. Dug.) (= Monotus bipunctatus Graff) wurde ebenfalls durch v. Graff für Triest bekannt. Ich fand diese lebhaften Würmer in 5 Exemplaren im Februar l. J. in Zosteramaterial aus der Sacchetta. Die Tiere besaßen, lebend gemessen, eine Länge bis zu 2·6 *mm*

bei einer Breite von 0·4 *mm*, konserviert (Sublimat-Eisessig) 1·5 *mm* Länge, 0·54 *mm* Breite. Die Färbung der Tiere hängt, wie schon Graff bemerkt, sehr von der Ernährung ab; ich beobachtete graue und grünliche Färbung und einmal sah ich in der Gegend der Kopulationsorgane einen ziegelroten retikulären Pigmentfleck, ein Verhalten, das bereits Schmidt (l. c. p. 22, p. 14, 15) erwähnt.

Monocelis fuhrmanni Midelb. wurde von F. Fuhrmann (16, p. 81, 104—105) in Triest gesammelt, richtig bestimmt und als neue Form beschrieben.

Zusammenfassung: Von alloeocoelen Turbellarien sind demnach in Triest und Umgebung 19 Arten gesammelt worden, das ist, da wir bereits 58 marine Alloeocoelen kennen, ein Drittel aller Alloeocoelen, die sich auf 8 Genera und 4 Familien verteilen.

Tricladida.[1])

Procerodes lobata (O. Schm.) (= Gunda lobata O. Schm. = Gunda segmentata Lang) wurde von Wilhelmi (23, p. 206, 208) im Jahre 1906 für Triest und Umgebung nachgewiesen. Ich erhielt diese Form, die gelegentlich der an der zoologischen Station abgehaltenen Frühjahrs- und Herbstkurse für marine Biologie wiederholt zu Demonstrationszwecken verwendet wurde, im Frühjahr und Herbst der Jahre 1907 bis 1909 aus dem groben Sande beim Leuchtturme.

Sabussowia dioica (Claparède) wurde von Graeffe, der sie wiederholt Böhmig (3, p. 359) behufs Untersuchung einsandte, in Triest gefunden.

Ich hatte bisher mein Interesse den Meerestricladen nicht zugewendet, hatte aber vor, auch diese zu sammeln, woran ich jetzt leider verhindert bin. Sicher verspricht die von Wilhelmi[2]) angewandte Ködermethode mit frischem Fischfleisch eine reiche Ausbeute von Meerestricladen in Triest.

Polycladida.[3])

1. Polycladidea acotylea.

Familie Planoceridae.

Stylochus linteus J. Müller (= St. luteus v. Graff, Lang) wurde von Johannes Müller (18, p. 75) bei Triest gefunden, leider aber unvollständig beschrieben.

Stylochus sp. Minot wurde von Minot (17, p. 460) ohne Speziesbeschreibung aus Triest angeführt.

Stylochoplana tarda (Graff) wurde von Graff (6, p. 460) aus Triest, auf Ulven vorkommend, beschrieben.

[1]) Die Bestimmung erfolgte nach Böhmigs Tricladenstudien (3).

[2]) Wilhelmi J., Über einige Allococoelen des Mittelmeeres. Mitteil. d. zool. Stat. zu Neapel 18. Bd., 1906—1908, p. 649.

[3]) Die Bestimmung erfolgte nach Langs Monographie der Polycladen (15).

Familie Leptoplanidae.

Leptoplana alcinoi O. Schm., von Minot (17) bereits 1877 für Triest namhaft gemacht, ist die gemeinste Polyclade des Hafens. Ich fand sie vornehmlich zwischen Hydroiden und Bryozoen in der Sacchetta, insbesondere aber in den Massen von Mytilus, welche dichte Bestände bilden, namentlich gegen den Herbst hin sehr häufig. Ganz junge Leptoplana fielen mir oft während der Sommermonate im Zosteramaterial auf.

Leptoplana tremellaris Oerst. beobachtete ich hie und da an denselben Fundstellen wie Lept. alcinoi.

Leptoplana vitrea Lang wurde von Sekera (20, p. 81) in Triest gefunden.

Discocelis tigrina (Blanchard) gab ebenfalls Sekera (20, p. 81) für Triest an.

2. Polycladidea cotylea.

Familie Pseudoceridae.

Yungia aurantiaca Chiaje wurde hie und da in den Herbstmonaten von mir in Triest beobachtet. Manches Jahr soll diese Form von den Schleppnetzfischern in dem Schlammgrund des Triester Golfes häufiger erbeutet werden. Die Larven dieser auffallend schönen Polyclade finden sich nicht selten von Juli bis Anfang Oktober im Plankton, sind aber viel seltener als die von Thysanozoon.

Pseudoceros maximus Lang wurde mir vom Stationsfischer im November und Dezember 1908 aus der Sacchetta gelegentlich des Fischens von Pilema pulmo L. gebracht. Die Tiere wurden freischwimmend nahe dem Wasserspiegel gefangen; das größere der beiden Exemplare maß 55 *mm* in der Länge. Beide entsprachen in Farbe und Zeichnung der Skizze 3 Langs (15, t. IX, 3).

Thysanozoon brocchii Gr, für Triest zuerst von Focke (nach Lang, 15, p. 528), dann von Sekera (20, p. 81) erwähnt, ist, wovon ich mich wiederholt überzeugen konnte, nach Leptoplana alcinoi die häufigste Polyclade Triests. Das Maximum ihrer Häufigkeit fällt in die Monate September und Oktober.

Familie Euryleptidae.

Eurylepta lobianchii Lang fand ich in zwei Exemplaren, und zwar einmal im Oktober 1908 im Muschelsand bei Punta Salvore in etwa 15—20 *m* Tiefe, das anderemal im März l. J. auf mit Posidonia caulini Koen bewachsenem Grund in der Nähe des Leuchtturmes vor der Sandbank Mula di Muggia bei Grado in zirka 4—8 *m* Tiefe. Das an letzterem Orte erbeutete Exemplar stimmte zwar in bezug auf Habitus und Farbe vollständig mit der Beschreibung Langs (15, p. 578—580, t. 8, Fig. 1) überein, dagegen erinnert seine Augenstellung auffallend an Eurylepta cornuta Ehrbg., indem die Gesamtheit der Gehirnhofangen durchaus nicht so langgestreckt ist, wie bei Eur. lobianchii, ein Verhalten, das Lang als Hauptunterschied beider Arten ansieht. Ich muß daher meine Form zwischen diese beiden Spezies stellen und die Ver-

mutung aussprechen, daß Eur. lobianchii und Eur. cornuta nur Varietäten einer Art repräsentieren.

Stylostomum variabile Lang fand ich in einem Exemplar im Zosteramaterial von Parenzo, das 3 *mm* lang und 0·7—1 *mm* breit war.

Familie Enantiatae.

Enantia spinifera Graff wurde von v. Graff (8, p. 461) am 10. August 1876 in einem Individuum unter einem Steine bei der zoologischen Station gefunden, ist aber seither nicht wieder beobachtet worden.

Familie Prosthiostomidae.

Prosthiostomum siphunculus Chiaje wurde von Minot (17), der zwei Exemplare von Triest erhielt, für die hiesige Fauna nachgewiesen.

Zusammenfassung: In Triest und Umgebung sind daher bisher 12 sichere und 2 unsichere Polycladen gefunden worden, die sich auf 11 Genera und 6 Familien verteilen.

Bei einer gründlichen faunistischen Durchsuchung dieser meist gegen den Herbst hin auftretenden Formen ließen sich indes sicher bedeutend mehr Arten namhaft machen, hat doch Lang für Neapel die vierfache Zahl gesammelt.

Zum Schlusse erachte ich es als eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Chef, Herrn Professor Dr. C. I. Cori auch an dieser Stelle meine aufrichtigste Dankbarkeit für seine große Unterstützung, die er mir sowohl bezüglich der reichlichen Materialbeschaffung als auch durch seinen Schatz an Erfahrungen zuteil werden ließ, auszusprechen. Gleichzeitig bin ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. L. Böhmig in Graz für die gütige Überlassung von Literatur sowie seiner Präparate von Convoluta henseni sehr verpflichtet und last not least muß ich meiner Frau, die mir sowohl bei der Beschaffung des Materials als auch beim Bestimmen wesentlich half, dankbarst gedenken.

Triest, Ende September 1909.

Literaturverzeichnis.

1. Böhmig, L.: Microstoma papillosum. Zoolog. Anzeiger, 12. Jhrg., 1889.
2. Böhmig, L.: Untersuchungen über rhabdocoele Turbellarien, II. Plagiostomina und Cylindrostomina Graff. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 51. Bd., 1891.
3. Böhmig, L.: Tricladenstudien, I. Tricladida maricola. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 81. Bd., 1906.
4. Carus, J. V.: Prodromus Faunae Mediterraneae etc. Stuttgart, 1889—1893.
5. Dörler, A.: Neue und wenig bekannte rhabdocoele Turbellarien. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 68. Bd., 1900.
6. Graff, L. v.: Kurze Berichte über fortgesetzte Turbellarienstudien. I. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 30. Bd., Suppl. 1878.
7. Graff, L. v.: Monographie der Turbellarien, I. Rhabdocoelida, Leipzig 1882.
8. Graff, L. v.: Enantia spinifera, der Repräsentant einer neuen Polycladenfamilie. Mitteil. d. naturwissensch. Vereins f. Steiermark. Graz, Jahrg. 1890.
9. Graff, L. v.: Die Organisation der Turbellaria Acoela. Mit einem Anhange über den Bau und die Bedeutung der Chlorophyllzellen von Convoluta roscoffensis, von G. Haberlandt. — Leipzig 1891.
10. Graff, L. v.: Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Graz 1903.
11. Graff, L. v.: Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas II. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 83. Bd., 1905.
12. Graff, L. v.: Turbellaria I. Acoela in: Das Tierreich. Herausgeg. v. F. E. Schulze, 23. Lief. Berlin 1905.
13. [1]) Graff, L. v.: Turbellaria in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. IV. Bd. Vermes. I. Abteilung. Acoela und Rhabdocoelida. — Leipzig 1904—1909.
14. Ihering, H. v.: Graffilla muricicola, eine parasitische Rhabdocoele. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 34. Bd., 1880.
15. Lang, A.: Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Eine Monographie. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. Leipzig 1884.
16. Midelburg A.: Zur Kenntnis der Monocelididae. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 88. Bd., 1907.
17. Minot Ch. S.: Studien an Turbellarien. Beiträge zur Kenntnis der Plathelminthen. Arbeit. aus d. zool.-zoot. Institut d. Univ. Würzburg, 3. Bd., 1877.
18. Müller J.: Über verschiedene Formen von Seetieren. Müllers Archiv f. Anat. u. Phys. Jhrg. 1854, p. 75.

[1]) Enthält keine speziellen Fundortangaben.

19. Repiakoff W.: Über eine neue an Nebalien lebende Turbellarie. Zoolog. Anzeiger, 7. Bd., 1884.

20. Sekera E.: Über eine marine Art der Gattung Gyrator Ehrbg. Zoolog. Anzeiger, 24. Bd., 1901.

21. Stossich A.: Prospetto della fauna del mare adriatico. Boll. Soc. Adriat. Sc. Nat. Trieste. Vol. VII. Trieste 1882—1883.

22. Wahl Br.: Untersuchungen über den Bau der parasitischen Turbellarien aus der Familie der Dalyelliiden (Vorticiden) I. Teil. Die Genera Anoplodium, Graffilla und Paravortex. Sitzungsber. d. math.-naturwissensch. Kl. d. kais. Ak. d. Wissensch. in Wien, 115. Bd., Abtl. I, Wien 1906.

23. Wilhelmi J.: Über die geographische Verbreitung von Procerodes lobata (O. Schmidt.). Zoolog. Anzeiger, 33. Bd., 1908.

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

Der Bau der Maxillardrüse bei Cirripedien.

Von

Adalbert Defner.

(Mit 1 Tafel und 2 Textfiguren.)

I. Einleitung.

Die bisherigen Angaben in der Literatur über die Kieferdrüse der *Cirripedien* sind recht widersprechend. Vor allem fehlen genauere histologische Untersuchungen. Schon damit war die bauliche Übereinstimmung mit der Kieferdrüse der übrigen Crustaceen nicht genügend erwiesen. Auf Anregung und unter Anleitung von Professor Grobben habe ich es daher unternommen, die *Maxillardrüse der Cirripedien* genauer zu untersuchen. Dabei hat sich ergeben, daß das Organ den typischen Bau einer Kieferdrüse zeigt, wie er in der grundlegenden Arbeit über „die Antennendrüse der Crustaceen" von K. Grobben dargelegt wird. Dies zu zeigen, ist die Aufgabe der folgenden Zeilen.

Die Untersuchung wurde durchgeführt an einem Vertreter der *Balaniden: Balanus tintinnabulum* L. und einigen *Lepadiden: Lepas anatifera* L., *Conchoderma virgata* Spengl. und *C. aurita* L. Zur Fixierung und Konservierung der Tiere wurden verschiedene Methoden angewendet: Alkohol, Sublimatalkohol, Perényisches Gemisch, Pikrinsäure und die Mischung von Petrunkevitsch (600 Teile aqua dest., 400 T. abs. Alk. Sublimat bis zur Sättigung, 180 T. Essigsäure, 20 T. Salpetersäure). Die besten Erfolge erzielte ich mit dem letztgenannten Gemisch. Es dringt sehr schnell ein und fixiert die zarten Gewebe vortrefflich. Es empfiehlt sich, die Tiere vor der Fixierung durch Zusatz von Alkohol zu betäuben und aus dem schützenden Mantel (Balaniden durch Zersprengen des Schalenkranzes) herauszulösen. Die Tiere strecken sich dann gut aus und der Fixierungsflüssigkeit wird dadurch ein rasches allseitiges Eindringen ermöglicht.

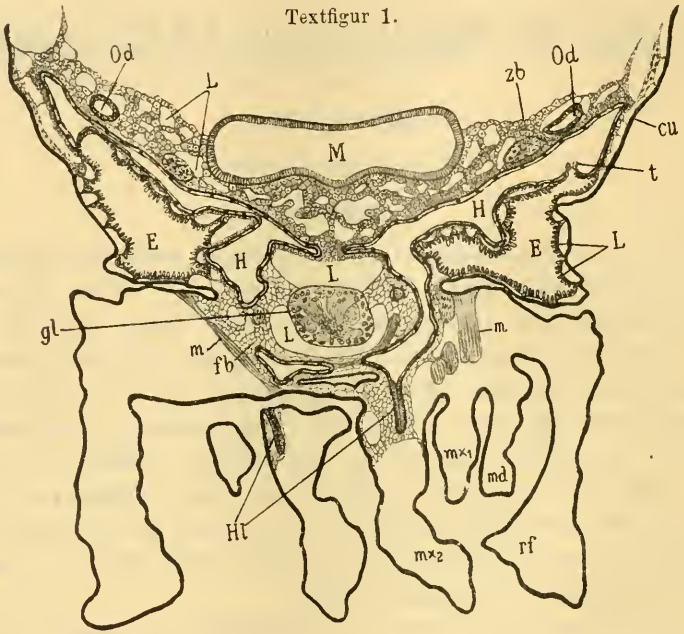
II. Eigene Beobachtungen.

A. Balaniden.

1. Anatomischer Bau der Drüse.

Zuerst will ich die Verhältnisse, wie sie bei *Balanus tintinnabulum* vorliegen, besprechen, da sie sich hier als einfacher, vielleicht auch ursprünglicheren Verhältnissen entsprechend erweisen.

Textfigur 1.



Balanus tintinnabulum: Schiefer Querschnitt parallel zum aufsteigenden Oesophagus in der Region des unteren Schlundganglions. Kombiniertes Übersichtsbild. Die linke Seite stellt die Verhältnisse etwas weiter abdominalwärts dar. Vergr. Leitz, Ok. 3, Obj. 1. cu Kutikula der Körperwand, rf 1. Rankenfuß, md Mandibel, mx_1 und mx_2 erste und zweite Maxille, M Magendarm, gl unteres Schlundganglion, Hl Harnleiter, H Harnkanal, E Endsäckchen, Od Ovidukt, zb zelliges Bindegewebe, m schräge Muskeln von der Rankenfußfalte zum Mundkegel ziehend, t Mündungstrichter des Endsäckchens in den Harnkanal, L Blutlakunen.

Die Abbildung (Textfig. 1) zeigt ein kombiniertes, etwas schematisch gehaltenes Bild eines schiefen Querschnittes durch *Balanus tintinnabulum*. Der Schnitt ist parallel zum aufsteigenden Oesophagus geführt und stellt die Region in der Höhe des unteren Schlundganglions dar; der Oesophagus würde vor der Bildfläche liegen.

Die äußere Körperwand, bestehend aus einer mäßig dicken Chitinkutikula mit darunterliegender Matrix, weicht nach oben (dorsalwärts) weit auseinander, um den im Querschnitt fast kreisrunden Rumpf einzuschließen. Diese dorsale Region des Rumpfes wurde aus Platzersparnis nicht gezeichnet; sie würde median den kreisrunden Querschnitt des hinteren Mitteldarmabschnittes und lateral mannigfache Schnitte der gewundenen Vasa deferentia enthalten. Im Bilde liegt ein Durchschnitt des Magendarmes (M), ventral von diesem der Querschnitt des umfangreichen unteren Schlundganglions (gl). In gleicher Höhe mit letzterem springt die Körperwand in schmaler Faltung weit gegen das Innere vor, eine Falte, die in der Höhe des 1. Rankenfußes um den ganzen Rumpf herumläuft, sich auf die Frontalseite des Mundkegels fortsetzt und diesen vom Rumpfe scheidet. Ventral von dieser Falte liegen die Durchschnitte des ersten Rankenfußes (rf) und der Mundgliedmaßen: Mandibel (md), 1. Maxille (mx_1) und 2. Maxille (mx_2).

In dem Raum zwischen Magendarm, lateraler und ventraler Körperwand liegt die umfangreiche Maxillardrüse. Es sei gleich erwähnt, daß sie die 3 typischen Abschnitte zeigt, die Grobben an der Crustaceenniere unterscheidet, nämlich 1. Endsäckchen, 2. Harnkanal, 3. Harnleiter.

An der Basis der hinteren, der Bauchseite zugewendeten Wand der beiden 2. Maxillen liegen 2 schmale, lange, vertikale Spalten, die Mündungen der Harnleiter (Textfig. 1 Hl) der Kieferdrüse. Die Harnleiter dringen von hier nach vorne in die Basis der 2. Maxillen ein, wenden sich dann scharf nach oben, dorsalwärts, und gehen nach kurzem Verlauf trichterförmig in die umfangreichen Harnkanäle über (Fig. 1 H). Die Abbildung zeigt links die Ausmündung des Harnleiters an der Basis der 2. Maxille, rechts den trichterförmigen Übergang von Harnleiter und Harnkanal.

Die Harnkanäle liegen als umfangreiche Säcke zu beiden Seiten des unteren Schlundganglions (gl) ventral vom Darm, zwischen diesem und der lateralen Körperwand. Dorsal und ventral vom Schlundganglion gehen sie in schmale Zipfel aus, die mit jenen der Gegenseite sich fast berühren. Im Endabschnitte der Zipfel sind die Lumina des Kanals sehr eng. Der dorsale Zipfel kann auf den Schnitten bis in die Region verfolgt werden, wo das untere Schlundganglion in die zur Bauchganglienmasse ziehenden Konnektive übergeht, und bildet also eine lange, weit nach rückwärts reichende Ausstülpung des Harnkanals. Der ventrale Zipfel, in dessen Nähe der Harnleiter entspringt, reicht bis in die Region der hinteren

Grenze des Mundkegels. Vom dorsalen Zipfel zieht der Harnkanal als geräumiger, mannigfache Einbuchtungen zeigender Sack in dorsolateraler Richtung bis in unmittelbare Nähe der lateralen Körperwand. Von hier aus reicht ein spitzer Zipfel zwischen Körperwand und Darmkanal (Oesophagus und Magendarm) weit nach vorne, kopfwärts, und kann bis über den Oesophagus hinaus verfolgt werden, wo er zwischen die Leberanhänge des Magens eindringt.

Den Raum zwischen dem Magen und den Harnkanälen erfüllt zelliges, Reservestoffe speicherndes Bindegewebe (zb), in dem sich die mannigfach gestalteten Durchschnitte der Blutlakunen (L) und seitlich vom Darm die Querschnitte der Ovidukte (Od) finden. Dorsal und ventral vom unteren Schlundganglion, zwischen diesem und den dorsalen und ventralen Zipfeln des Harnkanals fallen je eine umfangreiche Lakune auf. Das in diesem Umkreis gelegene Bindegewebe (fb), welches auch an das untere Schlundganglion an dessen dorsolateraler Seite herantritt, ist ausgezeichnet durch die Ausbildung zahlreicher Fasern (näheres s. unten). Überall, wo der Harnkanal an Blutlakunen grenzt, ist demselben zelliges, in Form eines einschichtigen Epithels angeordnetes Bindegewebe (epitheloides Bindegewebe) angelagert. Besonders deutlich zeigt sich dies in der großen, dorsal vom unteren Schlundganglion gelegenen Lakune, ferner an der lateralen Wand des dorsolateralen Zipfels des Harnkanals, wo dieser an Lakunen grenzt, die zwischen ihm und der Körperwand liegen.

Der Harnkanal kann, wie es scheint, durch verschiedene Muskeln, die in seiner Umgebung schief oder quer durch den Körper laufen, zusammengepreßt werden. Ein Transversalmuskel zieht zwischen der dem unteren Schlundganglion zugewendeten Wand des Oesophagus und dem Harnkanal quer durch den Körper, die oben erwähnten, weit in das Innere vorspringenden Falten der Haut miteinander verbindend. Ein anderer zieht von dieser Falte in schiefer Richtung zum Mundkegel (in der Textfig. 1 getroffen und mit m bezeichnet). In dem Raum zwischen dem unteren Schlundganglion und der rückwärtigen Wand des Oesophagus liegt median zwischen den dorsalen Zipfeln der Harnkanäle ein System von bindegewebigen Sehnen (vgl. hiezu *Conchoderma,* Textfig. 2, wo dieses System von Sehnen und Muskeln getroffen ist). An diesen Sehnen inserieren sich quere und schräge Muskeln. Ein großer Muskel zieht von hier in dorsolateraler Richtung zwischen Magendarm und Harnkanal zur Haut, wo er sich dorsal vom lateralen Harnkanalzipfel inse-

riert. Ein unterer, schräg verlaufender Muskel geht zur großen Falte des 1. Rankenfußes. Quere Muskeln verlaufen zu einer Falte, die an der Basis des 2. Rankenfußes gegen das Innere vorspringt. Andere schwächere Muskeln oder Sehnen verbinden sich mit dem Bindegewebe der Wand des dorsalen Zipfels des Harnkanals. Es ist leicht einzusehen, daß durch Kontraktion dieser Muskeln die Körperwände einander genähert werden können, wodurch zugleich ein Zusammenpressen des Harnkanals und ein Ausstoßen seines Inhaltes bewirkt wird.

In dem Raume zwischen Harnkanal, lateraler Körperwand und der tiefen Falte, die an der Basis des 1. Rankenfußes zwischen dem Rumpfe und dem Mundkegel herumläuft, liegt das Endsäckchen (Textfig. 1 E). Wo der dorsale Teil der Falte in die Falte des Mundkegels übergeht, dringt das Endsäckchen ein Stück in die Basis des 1. Rankenfußes ein. In die Region des Mundkegels reicht es nicht, indem es kopfwärts nie über jene Falte hinausreicht. Es begleitet den Harnkanal, seiner lateralen Wand anliegend, fast in seinem ganzen Verlaufe, nur nach vorne, gegen den Oesophagus hin, reicht es nicht so weit wie der Harnkanal, indem es in der Region endigt, wo der Oesophagus in seiner ganzen Länge getroffen ist. Da, wo das Endsäckchen an die Körperwand grenzt, ist es an derselben durch einzelne bindegewebige Stränge befestigt. Zwischen den Befestigungsstellen springt die Wand des Säckchens gegen sein Lumen in Buchten vor. So bleiben zwischen der Wand des Säckchens und der Körperwand Hohlräume, in denen Blut fließt. Dieselben Verhältnisse zeigen sich auch in der Region, wo das Endsäckchen an den Harnkanal grenzt. Letzterer ist auch hier wie überall, wo er an Blutlakunen stößt, von zelligem, epitheloidem Bindegewebe umgeben. Am dorsalen Ende des Endsäckchens findet sich eine Stelle, an welcher der bindegewebige Belag des Harnkanals aufhört; die Wand des Harnkanals und Endsäckchens stoßen hier direkt aneinander. In dieser Region liegt die trichterförmige Einmündung des Endsäckchens in den Harnkanal (Textfig. 1 t).

2. Histologie.

Der histologische Aufbau des Organs wird seine Homologie mit den Exkretionsorganen der anderen Crustaceen mit Sicherheit erweisen. Indessen ist es nicht leicht, gute histologische Bilder zu erhalten. Die dicke schützende Hülle der Tiere und die Zartheit der Gewebe der Drüse sind die Ursachen. Erstere verhindert ein allseitiges rasches Eindringen der meisten Fixierungsflüssigkeiten,

letztere schrumpfen leicht und zerreißen häufig beim Schneiden. Der Mangel an guten histologischen Bildern dürfte wohl auch die Ursache der bisherigen ungenauen Angaben sein.

Wie überall ist wohl auch hier der Harnleiter von der Haut aus durch Einsenkung der letzteren entstanden. Er zeigt nämlich den typischen Bau der Haut. Hautepithel und Chitinkutikula setzen sich direkt in den Harnleiter bis in die Region fort, wo dieser mit scharfer Grenze in den Harnkanal übergeht. Vom äußeren Körperepithel unterscheidet sich das Epithel des Harnleiters nur dadurch, daß die Zellen höher und dichter angeordnet sind. Am höchsten ist das Epithel am inneren Ende des Harnleiters vor der Einmündung in den Harnkanal. In der Nähe der Basis der zylindrischen Zellen liegt ein großer, ovaler Kern mit deutlichem Nukleolus. Das reichlich vorhandene Chromatin ist in Form mittelgroßer Brocken angeordnet, die netzartig miteinander zusammenhängen. Die Zellen enthalten in ihrem Innern besonders in der Nähe der Zellgrenzen zahlreiche Stützfasern. Letztere setzen sich im ganzen Bereiche der Zellen an die dicke Chitinkutikula (Fig. 1 c) des Kanallumens an und sind hier in zahlreiche quer und schief verlaufende Verästelungen aufgelöst. Gegen die Basis der Zelle laufen diese Fasern in Bündel (fb) zusammen und verschmelzen zu derberen Fasern (f), die entweder in die Basalmembran (b) übergehen oder in das den Harnkanal umgebende Bindegewebe (bg) zu verfolgen sind, hier weiter verlaufen oder in sanft geschlängeltem Verlauf zum Hypoderm einer gegenüberliegenden Körperwandstelle ziehen, in demselben sich fortsetzen und hier in gleicher Art wie im Harnleiterepithel verteilen. Durch diese Differenzierung in den Epithelzellen des Harnleiters verwischen sich die seitlichen Grenzen dieser Zellen. Die derbe Basalmembran tritt deutlich hervor; da, wo die Fasern der Epithelzellen in solche des Bindegewebes übergehen, ist sie in spitze Zipfel ausgezogen. Auch im zentralen Bereich der Epithelzellen ist das Plasma in feine, netzartig sich verzweigende Fasern umgewandelt, von denen die derberen von der Basalmembran bis zur Kutikula verlaufen. Es finden sich nur spärliche Reste eines feinkörnigen Plasmas, das sich zwischen den Fasern verteilt. Es ergibt sich also, daß das Epithel des Harnleiters den typischen Bau des Hautepithels wie bei den übrigen Crustaceen zeigt.

Die große Ausdehnung des Harnkanals, der sich eigentlich nicht als Kanal, sondern als ein umfangreicher Sack darstellt, mag viele Autoren mit veranlaßt haben, ihn für die „Leibeshöhle“ der Cirripedien zu halten (s. unten Bespr. d. Lit.). Sein genauerer histo-

logischer Bau aber wird unzweifelhaft seine Homologie mit dem Harnkanal anderer Crustaceen erweisen. Gerade über diesen Abschnitt der Drüse sind die bisherigen histologischen Angaben recht mangelhaft. Durch die hier zu besprechenden Befunde wird sich, wie ich glaube, die Kieferdrüsennatur des ganzen Organs am deutlichsten zeigen. Der Harnkanal ist mit einem flachen, zarten Pflasterepithel ausgekleidet, das einer zarten Basalmembran (Fig. 2 b) aufsitzt. Die Dicke des Epithels schwankt: sie nimmt gegen den Harnleiter, also im ventralen Teil des Harnkanals bedeutend ab und beträgt hier nur ungefähr die Hälfte der gewöhnlichen Höhe. Zellgrenzen konnten weder an Quer- noch an Flächenschnitten des Epithels nachgewiesen werden. Die Kerne liegen weit und unregelmäßig in der Epithellage verteilt, was auf eine große Breitenausdehnung der Zellen hinweist. Auf Querschnitten des Epithels zeigen die Kerne die Form langgestreckter Ellipsen, an Flächenschnitten erscheinen sie kreisrund. Sie besitzen also die Gestalt flacher, runder Scheiben, bedingt durch die Flachheit des Epithels. Sie weisen eine zarte Kernmembran und mehrere sehr kleine Nukleolen auf. Das Plasma des Epithels ist feinkörnig und von dichter Beschaffenheit. Im Umkreis der Kerne finden sich lichte Höfe wohl infolge von Schrumpfung. In ausgedehnten Bezirken des Harnkanals zeigt das Plasma eine deutliche Anordnung in Strängen senkrecht zur Oberfläche (vgl. Fig. 2). Gegen das Kanallumen liegt dem Epithel eine dicke Stäbchenkutikula (c) von verschiedener Mächtigkeit auf; im ventralen Teile des Kanals gegen den Harnleiter hin ist sie zarter. Meist findet man der Stäbchenkutikula anhaftend Flocken, wahrscheinlich ein Exkret. Aus dem histologischen Verhalten der Epithelzellen ergibt sich, daß auch der Harnkanal exkretorische Funktion besitzt. In den bisherigen Angaben wird dies nirgends hervorgehoben. Dem Endsäckchen allein wird exkretorische Funktion zugeschrieben und dasselbe als „Kiemenniere“ (Nussbaum), „eigentliche Niere“ (Gruvel), „sezernierender Abschnitt“ (Berndt) und „Niere“ (Hoffendahl) bezeichnet. (Näheres s. unten Bespr. d. Lit.) Die Tatsache, daß die Streifung des Plasmas nicht im ganzen Bereiche des Harnkanals, sondern nur stellenweise auftritt, spricht wohl nur für die Annahme, daß nicht das ganze Epithel des Harnkanals gleichzeitig, wenigstens nicht mit gleicher Intensität funktioniert.

Der Harnkanal zeigt also den typischen Bau wie bei den andern Crustaceen. Insbesonders die Streifung des Plasmas und die mächtige Stäbchenkutikula sind charakteristische Merkmale, die stets in diesem Abschnitte der Crustaceenniere vorkommen.

Anschließend sei noch kurz das den Harnkanal umgebende Bindegewebe berücksichtigt. Das zellige Bindegewebe, das den Raum zwischen Harnkanal und Darm ausfüllt, zeigt Zellen von annähernd rundlicher oder mehr oder minder langgestreckter Gestalt. Die deutlich erkennbaren Zellwände zeigen stets wellenförmig geschlängelten Verlauf. Die Zellen sind reich an Vakuolen und großen, rundlichen Inhaltskörpern von gelber Farbe, wahrscheinlich Reservestoffen. Das zellige epitheloide Bindegewebe (Fig. 2 Eb) in der Umgebung des Harnkanals gegen die Lakunen zu hingegen erinnert an ein Zylinderepithel, dessen Zellen ganz oder doch zum größten Teil einen grobkörnigen Inhalt aufweisen. Die großen, zentral gelegenen Kerne zeigen einen oder zwei große Nukleolen. Die starken Zellwände besitzen meist verschiedene Einbuchtungen wahrscheinlich infolge teilweiser Schrumpfung. Gegen die Blutlakunen hin liegen dem epitheloiden Bindegewebe häufig gestreckte Bindezellen mit meist abgeflachten Kernen an. Oft sind solche Zellen zu Strängen vereinigt, die den Harnkanal mit der Körperwand oder dem Endsäckchen verbinden. Ihre Zellwände sind häufig durch eingelagerte Stützfasern verstärkt. Das Bindegewebe, das den Raum zwischen dem Bauchmark und dem ventralen Teile des Harnkanals ausfüllt, weicht von dem zelligen Bindegewebe in der Umgebung des Darmes etwas ab. Vor allem fällt hier der Mangel reich verzweigter Blutlakunen auf. Solche finden sich in Form umfangreicher Hohlräume nur in der Umgebung des Bauchmarkes. Die Zellen des Bindegewebes zeigen mannigfache Gestalt. Sie sind in ihrer Grundform polygonal, aber meist in die Länge gestreckt oder in Zipfel ausgezogen. Im Innern der Zellen findet sich nur ein spärliches Gerüst von Plasmafäden, in welches der Kern eingelagert ist. Zum Teil ist das Plasma in zarte Bindefasern umgewandelt. Derbe Fasern (Fig. 2 f) werden an den Zellwänden ausgebildet; sie verschmelzen mit solchen benachbarter Zellen und durchziehen in langem, geschlängeltem Verlaufe das Bindegewebe. Reservestoffe fehlen in diesem Bindegewebe.

Alle drei Arten der Bindezellen bilden an der Wand des Harnkanals mächtige Stützfasern (Fig. 2 f_1), die der Harnkanalwand außen in sich schief kreuzendem Verlauf anliegen. Diese Fasern dienen offenbar dazu, der zarten Wand größere Festigkeit zu verleihen.

K. C. Schneider unterscheidet nach den bisherigen Befunden im Bindegewebe der Crustaceen Leydigsche Zellen 1. Grades (rundlich, vakuolär, Nährstoffe speichernd), solche 2. Grades (unregelmäßig begrenzt, mit wandständigen und intrazellulären Fasern) und

solche 3. Grades (epithelartig angeordnet, einseitige Bildung von Fasern). Bei *Balanus* würden also die Zellen des zwischen Darm und Harnkanal gelegenen zelligen Bindegewebes den Leydigschen Zellen 1. Grades, jene in der Umgebung des Bauchmarkes und der ventralen Region des Harnkanales den Leydigschen Zellen 2. Grades und das epitheloide Bindegewebe im Bereiche der Lakunen Leydigschen Zellen 3. Grades zu vergleichen sein. Ob man mit dieser Unterscheidung auskommen wird, ist wohl fraglich und muß speziellen Arbeiten über das Bindegewebe überlassen bleiben. Ich konnte das Bindegewebe nur flüchtig berühren, insoweit es als Umhüllung der Drüse, als verfestigendes und aufhängendes Element in Betracht kommt.

Die Wand des Endsäckchens (Fig. 3) besteht aus einem hohen, einschichtigen Epithel, das einer Basalmembran (b) aufsitzt. Die Zellen springen zöttchenförmig weit gegen das Lumen vor und sind durch große Zartheit ausgezeichnet. Sie sitzen mit schmaler Basis an der Basalmembran auf und sind gegen das distale abgerundete Ende meist etwas kolbig erweitert. Sie grenzen seitlich meist nicht unmittelbar aneinander, so daß tiefe Spalten zwischen den einzelnen Zellen bestehen. Der ovale Kern (k) liegt stets dem basalen Ende der Zellen genähert; er besitzt eine derbe Kernmembran, deutlichen Nukleolus und reichlich fein verteiltes Chromatin. In einiger Entfernung vom Kern gegen das distale Zellende hin läßt sich stets ein kleines, ovales Korn (c) nachweisen, das sich wie der Kern färbt. Die Frage, wie dieses Korn zu deuten ist, muß offen gelassen werden. Ich konnte an diesem Gebilde nur zuweilen einen dicht körnigen Inhalt erkennen; mit Eisenhämatoxylin färbt es sich meist vollständig schwarz. Das Plasma erfüllt die Zelle ziemlich gleichmäßig und ist in Form eines feinen netzartigen Gerüstes angeordnet, in dem reichlich gelbliche, runde Exkretkörner eingelagert sind. Wo das Endsäckchen mit der Körperwand oder dem epitheloiden Bindegewebe des Harnkanals verbunden ist, liegen seiner Basalmembran außen zarte gestreckte Bindegewebszellen an. Diese sind auch als die Bildner der Stützfasern aufzufassen, die in geringer Anzahl der Basalmembran des Endsäckchens aufliegen und zur Verfestigung der zarten Wand dienen.

In der Region, wo das Endsäckchen in den Harnkanal mündet, hört, wie bereits erwähnt, der bindegewebige Belag des Harnkanals (Fig. 4) auf, die Wände des Harnkanals (W) und Endsäckchens (ez) werden dünner und stoßen an gemeinsamer Basalmembran (b) unmittelbar aneinander. Die Endsäckchenzellen (ez) verlieren ihre typische

Form, werden kurz, höckerförmig, und ihr Plasma erhält auch eine dichtere, grobkörnige Beschaffenheit. Bruntz gibt an, daß diese Zellen im Gegensatze zu den anderen Endsäckchenzellen kein Carmin ausscheiden, als Beweis, daß sie auch in ihrer Funktion von diesen abweichen. Das Epithel des Harnkanals (W) samt Stäbchenkutikula (c) verdünnt sich an dieser Stelle ungefähr auf die Hälfte seiner gewöhnlichen Dicke. Die Einmündung des Endsäckchens in den Harnkanal liegt in der Mitte dieser Region, an einer gegen den Harnkanal vorspringenden Stelle, als eine zarte, schwierig nachzuweisende Spalte. Sie wird umgeben von drei großen Zellen (sz) von eigentümlichem Bau, die weit gegen das Lumen des Harnkanals (H) vorspringen. Diese Zellen besitzen eine derbe Membran und sind nur teilweise von einem körnigen Plasma erfüllt, zwischen dem sich große Vakuolen vorfinden. Am Grunde der Zellen liegt in einem lichten Hofe durch feine Plasmastränge aufgehängt ein sehr großer, kreisrunder Kern mit derber Kernmembran, einem großen Nukleolus und nur äußerst spärlichem Chromatin. Die dritte Zelle ist in dem abgebildeten Schnitte nicht getroffen, kann aber auf den folgenden Schnitten leicht nachgewiesen werden. Diese Zellen erinnern an die Schließzellen, die Vejdovský bei *Gammariden* und *Isopoden* am Übergang zwischen Endsäckchen und Harnkanal beschrieben und abgebildet hat. Vejdovský gibt auch Muskelfasern an, die am Grunde der Zellen um die Öffnung herumlaufen und zum Verschlusse letzterer dienen. Solche konnten hier zwar nicht nachgewiesen werden; trotzdem ist es höchst wahrscheinlich, daß diese Zellen gleicherweise hier als Schließzellen fungieren und jenen der übrigen Krebse entsprechen. Ob dieselben vom Epithel des Endsäckchens oder des Harnkanals sich ableiten, ist nicht sicher festzustellen. Wahrscheinlich dürften sie umgebildete Harnkanalzellen darstellen, da sie als direkte Fortsetzung des Harnkanalepithels erscheinen, welches unmittelbar an sie anstößt.

Das Lumen der Einmündungsstelle läßt sich nur schwer nachweisen, da es meist schief angeschnitten wird und oft mit Exkretstoffen erfüllt ist. Hier wie bei *Conchoderma* konnte ich nur an gut orientierten Querschnitten klare Bilder erhalten. Außerdem zerreißt der zarte, exponiert vorspringende Trichter leicht beim Schneiden. Aus diesen Umständen erklären sich wohl die widersprechenden Angaben, die sich gerade über diese Stelle in der bisherigen Literatur finden, speziell auch die Unrichtigkeiten bei Bruntz, der einen klaffenden Spalt als Kommunikation beschreibt (näheres unten in d. Besprech. d. Lit.).

B. Lepadiden.

1. Anatomischer Bau der Drüse.

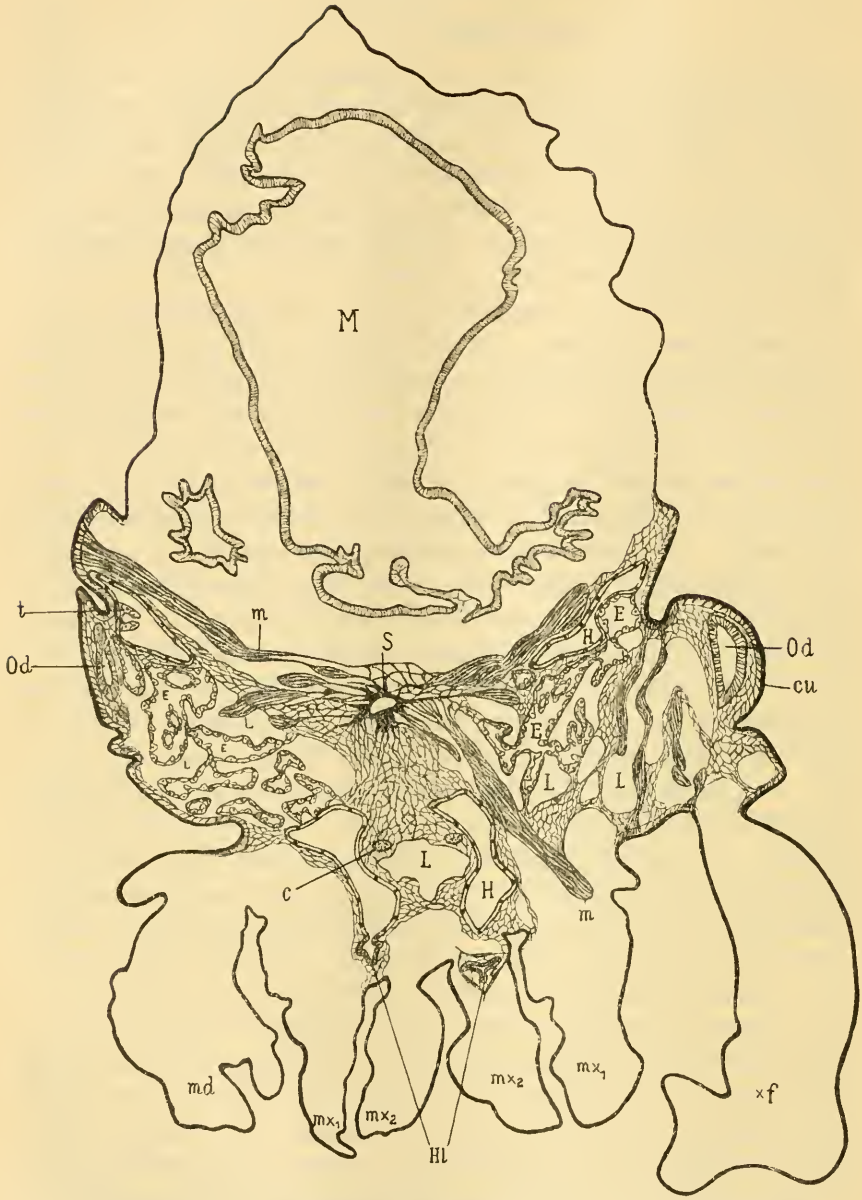
Die *Lepadiden* weichen, wie zu erwarten, im Bau der Maxillardrüse nicht wesentlich von den *Balaniden* ab, zeigen aber doch einige Verschiedenheiten. Ich will die Verhältnisse, wie sie sich bei *Conchoderma* finden, darstellen, da mir von *Lepas* nur schlecht konserviertes Material zur Verfügung stand. Ich konnte an letzterem jedoch soviel erkennen, daß die Drüse im wesentlichen den gleichen Bau zeigt wie bei *Conchoderma*.

Auch hier besteht das Organ aus einem Endsäckchen, einem Harnkanal und Harnleiter. Die Textfigur 2 gibt ein kombiniertes, etwas schematisch gehaltenes Übersichtsbild der Drüse an einem schiefen Querschnitte. Der Schnitt ist parallel zum aufsteigenden Oesophagus geführt und stellt die Region zwischen letzterem und dem unteren Schlundganglion dar, liegt also dem Oesophagus mehr genähert als bei *Balanus*, Textfigur 1. Im dorsalen Abschnitt zeigt sich daher der geräumige Magendarm (M) fast in ganzer Ausdehnung getroffen, während das untere Schlundganglion noch nicht in den Schnitt fällt; es finden sich nur die kleinen Querschnitte der langen Schlundkommissuren (c), die Körperwand zeigt im ventralen Teile rechts Durchschnitte des ersten Rankenfußes (xf) und der Maxillen (mx_1 und mx_2), links sind alle Anhänge des Mundkegels getroffen (Mandibel md und beide Maxillen mx_1, mx_2).

Der Harnleiter (Hl) mündet wiederum an der Basis der zweiten Maxille in der Mitte ihrer rückwärtigen, der Bauchseite zugekehrten Wand. Von hier aus dringt er stets der lateralen Wand der Maxille genähert in die Basis dieser Extremität ein und erscheint im Querschnitt in Form eines dreistrahligen Kanals (vgl. Textfigur 2 rechts) mit sehr engem Lumen. Hierauf biegt er in dorsaler Richtung um und mündet in den Harnkanal (H) ein (Textfigur 2 links).

Letzterer liegt auch bei *Conchoderma* als geräumiger Sack in dem Raum zwischen Oesophagus, Magen- und hinteren Mitteldarm. Die Figur zeigt von demselben nur einen dorsalen und ventralen Zipfel, die weit gegen den Oesophagus vordringen. Die Kommunikation der beiden Zipfel erfolgt in der Region, wo die Schlundkommissuren vor Eintritt in das untere Schlundganglion sich miteinander vereinigen. Die Harnkanäle zeigen in dieser Region im Schnitte die Form geräumiger Säcke, die von der Mitte in dorsolateraler Richtung gegen die laterale Körperwand aufsteigen. Von hier ziehen sie immer schmäler werdend nach rückwärts bis über die Mündung der Ovi-

Textfigur 2.



Conchoderma aurita: Schiefer Querschnitt parallel zum aufsteigenden Oesophagus in der Region zwischen diesem und dem unteren Schlundganglion. Kombiniertes Übersichtsbild. Die rechte Seite zeigt die Verhältnisse weiter abdominalwärts. Vergr. Leitz, Ok. 3, Obj. 1. S median gelegene, bindegewebige Sehnen, m die zugehörigen schrägen und queren Muskeln, c Schlundkommissur, xf erster Rankenfuß. Sonst wie oben Textfigur 1.

dukte (Od) hinaus, nach vorne gegen den Oesophagus hin dringen sie mit spitzen Zipfeln bis in die Region seiner hinteren, dem unteren Schlundganglion zugewendeten Wand vor, wo sie nahe der Körperwand zwischen den Leberschläuchen des Darmes endigen. Ungefähr gleich weit reichen auch die ventralen Zipfel, von denen die Harnleiter entspringen. Zu einer weitgehenden Annäherung mit dem Kanal der Gegenseite kommt es nicht; sie ist nur dadurch schwach ausgeprägt, daß in der Region, wo die Harnleiter entspringen, dorsal und ventral von den Schlundkommissuren seichte Buchten des Harnkanals gegen die Medianlinie vorspringen. Ich erwähne diese Verhältnisse hauptsächlich auch deshalb, weil in der Literatur für viele Formen eine Kommunikation der beiden Harnkanäle angegeben wird, die bei keiner der von mir untersuchten Formen besteht.

Auch bei *Conchoderma* findet sich zwischen Oesophagus und unterem Schlundganglion ein System von median gelegenen Sehnen (S), von denen in lateraler, dorso- und ventrolateraler Richtung quere und schiefe Muskeln (m) zur Körperwand ziehen (vgl. Textfigur 2), die eine Kontraktion des Körpers und damit ein Zusammenpressen des Harnkanals ermöglichen.

Das die Drüse umgebende Bindegewebe zeigt in der dorsalen Region zwischen Harnkanal und Darm den Charakter eines zelligen Bindegewebes (Leydigsche Zellen 1. Grades). Gegen die ventrale Region geht es allmählich in Leydigsche Zellen 2. Grades über (näheres s. unten i. d. Histol.).

Das Endsäckchen weicht in seiner Form ziemlich von jenem bei *Balanus* ab. Es liegt in dem dreieckigen Raum zwischen dem Harnkanal, der Basis des Mundkegels (respektive weiter rückwärts der ventralen Körperwand) und der Basis des ersten Rankenfußes. Es bildet einen reich verzweigten, mit zahlreichen blindsackartigen Ausstülpungen versehenen Sack. Auf Schnitten erscheint es als ein System von mannigfach ausgebuchteten Hohlräumen, deren Kommunikation sich leicht in den Serien nachweisen läßt. Zwischen ihnen und in der ganzen Umgebung der Drüse liegen zahlreiche Lakunen (L), in denen Blut fließt. Gegen den Oesophagus hin wie nach rückwärts reicht es ungefähr gleich weit wie der Harnkanal, indem es diesen in seiner ganzen Länge begleitet. Die Einmündung des Endsäckchens in den Harnkanal liegt auch hier an einem weit dorsalwärts gelegenen Vorsprunge des Endsäckchens (Textfigur 2 t).

2. Histologie.

Der Harnleiter (Fig. 5) zeigt einen annähernd dreieckigen Querschnitt. Auch hier setzt sich das Hautepithel samt Chitinkutikula im Harnleiter fort und weist im wesentlichen den gleichen Bau wie bei *Balanus* auf. Die Zellen haben den Charakter von Zylinderzellen, erleiden aber mannigfache Deformationen. In halber Höhe liegen die großen kugeligen Kerne mit deutlichem Nukleolus und netzartig verteiltem Chromatin. Sie sind umgeben von einer Partie grobkörnigen Plasmas, das sich in feine Fasern differenziert. Diese laufen radiär gegen die Peripherie der Zellen. In länger ausgezogenen Zellen nehmen die Fasern einen größtenteils longitudinalen Verlauf, parallel den Seitenflächen der Zellen. Zwischen den Faserbündeln liegen plasmaleere Lücken vielleicht infolge von Schrumpfung. Basal werden die Zellen von einer Basalmembran (b), distal gegen das Kanallumen von einer Oberflächenkutikula begrenzt (c_1). Der Basalmembran liegen zarte gestreckte Bindegewebszellen an. Parallel jeder Fläche des Kanals verläuft ein starker Muskel (m), der an den Kanten des Kanals in Sehnen übergeht; diese Sehnen verbinden sich entweder direkt mit den Stützfasern des Hautepithels (Fig. 5 unten) oder sie stehen mit Muskeln in Verbindung, die zum Oesophagus (Fig. 5 oben) oder zur Haut verlaufen (Fig. 5 rechts). Dieser Apparat hat offenbar den Zweck, einen Verschluß des Harnleiters herbeizuführen.

Der Harnkanal (Fig. 6) ist ausgekleidet mit einem dünnen Pflasterepithel (W), das einer zarten Basalmembran aufsitzt. Auch hier konnten Zellgrenzen nicht festgestellt werden. Auf flächenhaften Anschnitten des Epithels (Fig. 9) zeigten sich polygonal verlaufende lichte Linien. In den dadurch gebildeten Feldern liegen stets viele Kerne. Wir haben es hier also kaum mit Zellgrenzen zu tun; vielleicht sind es nur Faltungen im Epithel, die hier zum Ausdruck kommen. Das Plasma ist feinkörnig, von dichter Beschaffenheit und erfüllt das Epithel gleichmäßig. Nur in der Umgebung der Kerne zeigen sich oft lichtere Höfe. Eine Streifung des Plasmas konnte wegen der Zartheit des Gewebes nicht mit voller Sicherheit nachgewiesen werden. Die Kerne haben von der Seite gesehen die Form langgestreckter Ellipsen (Fig. 6), von oben gesehen (Fig. 9) erscheinen sie sehr groß und kreisrund. Sie besitzen eine zarte Kernmembran, einen deutlichen, runden Nukleolus und spärliches, fein verteiltes Chromatin. Gegen das Lumen des Harnkanals liegt dem Epithel eine mächtige Stäbchenkutikula (Fig. 6 c) auf, die meist die gleiche Dicke wie das Epithel selbst zeigt. Oberflächlich liegen der Kutikula Flocken eines Exkretes (Se) auf.

Das die Drüse umgebende Bindegewebe zeigt hier nur Leydigsche Zellen ersten und zweiten Grades. Sie sind nicht scharf voneinander zu unterscheiden, sondern zeigen mannigfache Übergänge. In der dorsalen Region der Drüse zwischen Harnkanal und Darm findet sich ein Bindegewebe, das an das zellige Bindegewebe bei *Balanus* erinnert. Die Zellen sind reich an Vakuolen und Reservestoffen, die Kerne klein, kugelig, oval oder biskuittförmig. Die Zellwände zeigen wellig geschlängelten Verlauf, ziehen sich aber im Gegensatze zu *Balanus* oft in Stützfasern aus, die zur Wand des Harnkanals ziehen und hier in derbe, reich verästelte Stützfasern übergehen, die nach verschiedenen Richtungen verlaufend der Wand des Harnkanals anliegen (vgl. besonders Fig. 9 f_1). Gegen die ventrale Region der Drüse hin gehen diese Zellen allmählich in Leydigsche Zellen 2. Grades über (vgl. Fig. 6), indem sie sich zugleich in die Länge strecken. Die Ausbildung der Fasern (f) wird hier kräftiger; diese begleiten in langem, geschlängeltem Verlauf die Wand des Harnkanals oder gehen direkt in den auch an dieser Stelle kräftig entwickelten Faserbelag der Wand über. Im Innern der Zellen, die Reservestoffe enthalten, bilden sich ebenfalls zarte Fasern aus, welche netzförmig die Zellen durchziehen und in die derberen wandständigen Fasern übergehen. Epitheloide Bindegewebszellen (Leydigsche Zellen 3. Grades) finden sich hier nicht.

Das Epithel des Endsäckchens (Fig. 7) besteht aus großen Zellen (ez), die mit breiter Basis einer dünnen Basalmembran (b) aufsitzen. Sie springen mehr oder minder buckel- und höckerförmig gegen das Lumen vor. Meist findet man an den Schnitten mehrere Zellen übereinander angeschnitten, so daß das Epithel wie mehrschichtig aussieht. Dies wird dadurch bedingt, daß benachbarte Zellen über die Basis anderer herüberragen. Ein grobkörniges Plasma erfüllt unregelmäßig die Zellen, wodurch in denselben oft vakuolenartige Lücken von verschiedener Größe entstehen. Im Plasma sind reichlich kleine Exkretkörner verteilt. Die Kerne sind im Verhältnis zu *Balanus* klein, besitzen eine dünne Kernmembran, einen oder mehrere große Nukleolen und spärlich fein verteiltes Chromatin. Die Zellwände (g) sind äußerst zart und meist nur schwer festzustellen. Dadurch und weil häufig mehrere Zellen übereinander angeschnitten erscheinen, die dann schwer voneinander abzugrenzen sind, liegen oft scheinbar in einer Zelle mehrere Kerne. Häufig finden sich frei im Lumen des Endsäckchens gelegen Anschnitte von Epithelzellen (vgl. Fig. 7). In der bisherigen Literatur wird

vielfach angegeben, daß die Exkretion des Endsäckchens derart erfolge, daß sich Zellen samt Kernen als Exkretkugeln vom Epithel loslösen, in das Lumen gelangen und dort platzen. Wo ich solche freischwebende Anschnitte in den Serien verfolgte, konnte ich stets feststellen, daß dieselben durch einen mehr oder minder engen Hals mit dem übrigen Epithel zusammenhingen. Es scheint übrigens nicht unwahrscheinlich, daß sich solche Zellen von der Unterlage abtrennen können und im Lumen zugrunde gehen, aber die regelmäßige Art der Exkretion wird dieser Vorgang wohl kaum sein. Denn man findet stets der Oberfläche der Zellen anhaftend oder frei im Lumen liegend Wolken eines grobkörnigen Exkretes. Bei jungen Tieren ist die Basalmembran (b) des Endsäckchens dünn, ihr liegen außen spärlich zarte bindegewebige Stützfasern (f) an, die an den Schnitten als kleine Punkte oder geschlängelte Linien erscheinen. Bei alten Tieren (Fig. 8 und 10) nimmt die Basalmembran (Wd) bedeutend an Mächtigkeit zu und die Stützfasern (bf) werden zu einem dichten Gitter reich verästelter und miteinander verschmelzender Bindefasern von bedeutender Dicke. Die zu den Bildungszellen dieser Fasern gehörigen Kerne (Fig. 10 b k) findet man außen der Basalmembran anliegend.

Die Übergangsstelle zwischen Endsäckchen und Harnkanal (Fig. 11) erinnert in Lage und in Bau an jene bei *Balanus*. Sie liegt ebenfalls im dorsalsten Zipfel des Endsäckchens, wo sich eine Ausstülpung des letzteren zwischen Körperwand und Harnkanal einschiebt. Die Wände des Endsäckchens (e z) und Harnkanals (W) stoßen an gemeinsamer Basalmembran (b) aneinander, zeigen aber keine auffällige Verdünnung wie bei *Balanus*. Auch hier ist die eigentliche Übergangsstelle trichterartig ausgebildet und besteht aus großen Zellen (Fig. 11 s z), die ähnlich wie bei *Balanus* gebaut sind. Sie besitzen derbe Membranen (m) und sind nur teilweise mit einem grobkörnigen Plasma erfüllt. Die großen Kerne liegen am Grunde der Zellen, sind kugelförmig, mit dicker Kernmembran und mächtigem rundem Nukleolus; Chromatin ist nur spärlich vorhanden (in Fig. 11 finden sich nur Anschnitte von zwei Kernen s z). Ich konnte in den Serien fünf Kerne von solcher Beschaffenheit auffinden und glaube annehmen zu können, daß hier der Trichter aus fünf Schließzellen besteht. Das Epithel des Harnkanals geht unmittelbar in die Schließzellen über, eine deutliche Basalmembran trennt sie von den Zellen des Endsäckchens; die Schließzellen sind wohl somit auch bei *Conchoderma* als umgebildete Harnkanalzellen aufzufassen. Das Lumen des Trichters tritt bei schlechter konser-

viertem, geschrumpftem Material noch deutlicher hervor. Diese Tatsachen beweisen wohl, daß von einem geschlossenen Endsäckchen wenigstens bei den hier untersuchten Formen nicht die Rede sein kann.

Meine Befunde zeigen somit, daß sowohl Balaniden als auch Lepadiden eine Maxillardrüse besitzen, die mit jener der anderen Crustaceen in allen Abschnitten übereinstimmt, indem sie einen histologisch mit der Haut übereinstimmenden Harnleiter, einen mit einer Stäbchenkutikula versehenen Harnkanal und ein mit zöttchenförmigen Epithelzellen versehenes Endsäckchen aufweisen. Sowohl Endsäckchen als Harnkanal besitzen exkretorische Funktion, während der Harnleiter funktionell den Ausführungsgang darstellt. Wenn auch bei *Conchoderma* die Streifung des Plasmas im Harnkanal nicht sicher beobachtet werden konnte, so zeigt doch der ganze übrige Bau, besonders das Vorhandensein einer Stäbchenkutikula, seine Homologie. Aus dem charakteristischen Bau und der typischen Lagerung ergibt sich mit Sicherheit die Homologie dieses Organs mit der Maxillardrüse der übrigen Krebse.

III. Besprechung der Literatur.

Zum Schlusse sei noch kurz die historische Entwicklung der Kenntnisse über die Maxillardrüse der *Cirripedien* besprochen.

Die Literatur über dieses Thema ist nicht reichhaltig. Über die einzelnen Abschnitte der Drüse, ihre Kommunikation und Deutung finden sich die verschiedensten Angaben. Genauere histologische Angaben sind recht spärlich.

Darwin betrachtet ein Paar nach seiner Beobachtung säckchenartiger Organe, die an den 2. Maxillen ausmünden, als Riechorgane. Die späteren Untersuchungen haben gezeigt, daß es die Harnleiter der Maxillardrüse sind.

Hoek wies später nach, daß diese Organe mit paarigen Säcken im vorderen Körperabschnitt kommunizieren, die er als Leibeshöhle deutet (sie entsprechen nach den jetzigen Untersuchungen den Harnkanälchen der Maxillardrüse). Der äußere Gang (Riechorgan nach Darwin, nach den späteren Untersuchungen der Harnleiter), in den sich Hypoderm und chitinige Kutikula der Haut fortsetzen, wird von Hoek als Segmentgang bezeichnet. Wo er das Chitin verliert, verengt er sich stark, erweitert sich sodann wieder und mündet trichterartig in die Leibeshöhle. Dieser Teil wird von Hoek als Segmentaltrichter bezeichnet. Die verengte Stelle entspricht nach den Untersuchungen späterer Autoren dem innersten

Abschnitte des Harnleiters, wo sein Epithel am höchsten ist, die trichterartige Erweiterung dem Übergang zwischen Harnleiter und Harnkanal.

Hoek vergleicht den Segmentaltrichter mit dem Wimpertrichter der Anneliden. Segmentgang und Segmentaltrichter nennt er Segmentalorgan homolog jenem der Anneliden.

In einer Publikation (Literaturangabe 14), die mir nicht zugänglich war und nur aus dem Jahresbericht bekannt wurde, gibt Hoek von der Leibeshöhle richtig an, daß sie mit den Zwischenräumen im Bindegewebe des hinteren Körperabschnittes nicht in Verbindung stehe und mit einem flachen Epithel ausgekleidet sei. Zu beiden Seiten des Körpers beschreibt Hoek ferner dünnwandige Säcke (nach den jetzigen Untersuchungen die Endsäckchen), die mit der Leibeshöhle in Verbindung zu stehen scheinen. Ihre Wand besteht aus Drüsenzellen, die beständig Stücke abstoßen. Hoek hat diese Säcke in seiner ersten Arbeit (Literaturangabe 1) bei der Tafelerklärung (Pl. V, Fig. 1 c) als Organe unbekannter Funktion, in der späteren Publikation (Literaturangabe 14) als Organe vielleicht exkretorischer Bedeutung bezeichnet.

Nussbaum behält die Bezeichnung „Leibeshöhle" für den Harnkanal bei und gibt ihre Ausmündung an einem „blasenartigen Vorsprung an der Basis jeder Hälfte der Unterlippe" an. Für *Pollicipes* beschreibt Nussbaum eine Kommunikation der beiden Leibeshöhlensäcke durch einen feinen Kanal in der Nähe ihrer Ausmündung. Auch den dem Endsäckchen entsprechenden Sack hat Nussbaum gesehen und ihn als „Kiemenniere" bezeichnet. Ein grobmaschiges Gefäßnetz bildet nach Nussbaum zahlreiche Einbuchtungen in diesen Nierensack, der auch in die Basis des Kiemenanhanges am 1. Rankenfuße eindringt und gegen die Leibeshöhle buckelartig vorspringt. Die Leibeshöhle kann durch Muskeln erweitert und verengt werden und soll dadurch einerseits von außen Wasser einsaugen und wieder ausstoßen, andrerseits eine raschere Blutzirkulation in dem den Nierensack umgebenden Gefäßnetz bewirken. Der Nierensack wird derart allseits von Blut und Wasser umspült, und daher als Kiemenniere gedeutet. An einem Präparate glaubt Nussbaum die Einmündung des Nierensackes in die Leibeshöhle gesehen zu haben.

Auch Koehler hat die beiden von Nussbaum der Leibeshöhle zugerechneten großen Säcke bei Lepadiden und Balaniden gesehen, ihre Ausmündung an der 2. Maxille angegeben und in denselben eine endotheliale Auskleidung beobachtet. Außerdem be-

schreibt Koehler die zwei lateralen Säcke, welche der Kiemenniere Nussbaums entsprechen. Bei Balaniden besitzen sie nach Koehler ein einfaches Lumen, das bei Lepadiden dagegen in eine größere oder kleinere Zahl von Abteilungen getrennt ist. Eine Kommunikation zwischen Sack- und Leibeshöhle konnte Koehler nirgends beobachten. Für *Conchoderma* gibt Koehler in der Nachbarschaft der Oviduktöffnung eine Verbindung der Exkretionsorgane mit der Außenwelt an, welche er sonst nicht beobachten konnte.

Gruvel unterscheidet in der Leibeshöhle der Cirripedien zirkulatorische Lakunen ohne besondere Wandung und zwei besondere mit Epithel ausgekleidete Lakunen, die physiologisch die Ausführungsgänge der Exkretionsorgane darstellen. Diese zwei Lakunen bezeichnet Gruvel als Haupthöhle (cavité générale), nach meinen Befunden sind es die Harnkanäle. Sie sind mit Plattenepithel ausgekleidet und kommunizieren in vielen Fällen miteinander. Zwischen ihnen und der Körperwand liegen nochmals abgeplattete Säcke. Sie besitzen bei ausgewachsenen Tieren keine Kommunikation zur cavité générale. Doch hat Gruvel bei Jugendformen eine Kommunikation beobachtet, die später verloren geht (Literaturangabe 6). Diese abgeplatteten Säcke repräsentieren nach Gruvel die eigentliche Niere, die der Kieferdrüse der anderen Crustaceen homolog ist (nach den jetzigen Kenntnissen aber nur dem Endsäckchen entsprechen). Gruvel hat als erster ihre exkretorische Funktion nachgewiesen. Die Exkretion soll derart erfolgen, daß sich Teile der Wandungszellen loslösen und im Lumen platzen. Die Exkrete gelangen durch Osmose und Phagocytose in die Haupthöhle und von dort nach außen.

Bruntz betrachtet als erster die erwähnten Organteile als zu einem Organ zusammengehörig, das aus „saccule“ (entsprechend dem von mir Endsäckchen genannten Abschnitt) und „labyrinthe“ (entsprechend dem Harnkanal) besteht. Er gibt die erste richtige anatomische Beschreibung und ein gutes Übersichtsbild des Organs und beschreibt auch eine klaffende Kommunikation zwischen „saccule“ und „labyrinthe“. Die Lage dieser Öffnung im dorsalen Zipfel des „saccule“ wird richtig angegeben, doch finden sich Unrichtigkeiten in der speziellen Beschreibung der Stelle. Das Labyrinthepithel soll im Umkreis der klaffenden Öffnung aufhören. Auch erwähnt Bruntz nichts von den bei mir beschriebenen Schließzellen. Die Abbildung der Übergangsstelle (s. Pl. VII, Fig. 7) macht den Eindruck, als wäre eine Zerreißung erfolgt, wie sie bei der Zartheit der Wandung leicht vorkommen kann. Ich selbst habe öfter ähn-

liche Bilder erhalten. Vielleicht sind die von Bruntz in der klaffenden Öffnung abgebildeten Zellen, die von ihm als Exkretkugeln mit Kern gedeutet werden, Teile der trichterartigen Ausbuchtung, an deren Spitze nach meinen Untersuchungen die enge Öffnung des Endsäckchens umgeben von den Schließzellen liegt. Bruntz beschreibt die Histologie des „saccule" eingehend, über das „labyrinthe" fehlen jedoch genauere histologische Details.

Berndt beschreibt die Schalendrüse von bohrenden Cirripedien. Er spricht vom „sezernierenden" (entsprechend meinem Endsäckchen) und „ausführenden" (nach mir Harnkanal) Teil der Drüse und läßt die Frage nach der Homologie mit den typischen Abschnitten der Schalendrüse andrer Crustaceen offen. Für den „ausführenden" Teil gibt Berndt eine doppelte Kommunikation der beiderseitigen Säcke, und zwar oberhalb und unterhalb eines zwischen den beiden Säcken eingeschlossenen Bindegewebszylinders an. Eine Kommunikation zwischen „sezernierendem" und „ausführendem" Teil wird entschieden bestritten. Die „sezernierenden" Teile sind vollständig geschlossene Säcke, die ihre Sekrete durch Osmose in die „ausführenden" Teile übertreten lassen. Im histologischen Teil beschreibt Berndt die Auskleidung des „ausführenden" Teiles, welche aus einem unregelmäßigen, aber sehr distinkten, sehr flachen Plattenepithel besteht, das einer zarten Basalmembran aufsitzt. Genauere Angaben über die feinere Struktur dieses Epithels fehlen. Das Epithel des „sezernierenden" Teiles weicht von jenem des „ausführenden" Teiles ab, indem es aus zöttchenförmigen Zellen besteht, deren helles Plasma von granulösen Sekreten beladen ist.

Von Hoffendahl liegt eine entwicklungsgeschichtliche Arbeit über *Poecilasma aurantium* vor. Beim jüngsten Cyprisstadium findet sich zwischen Magen und Bauchganglion ein kleiner mit undeutlichem Plattenepithel ausgekleideter Hohlraum, der keine Öffnung nach außen zeigt und den Hoffendahl als Anlage der „Leibeshöhle" (dem von mir Harnkanal genannten Hohlraum entsprechend) auffaßt. Diese nimmt rasch an Ausdehnung zu und zeigt dann zwei Zellarten: 1. Plattenepithelzellen und 2. zöttchenförmige Zellen, die ein Sekret abscheiden. Beim geschlechtsreifen Tier hat die „Leibeshöhle" eine gewaltige Ausdehnung angenommen und steht jetzt mit der Außenwelt durch zwei verschiedene Ausführungsgänge in Kommunikation. Außerdem sind zwischen Körperwand und „Leibeshöhle" zwei, später gefaltete, Säcke (meinem Endsäckchen entsprechend) aufgetreten, die mit der Leibeshöhle ständig kommuni-

zieren. Sie tragen ein Epithel von zylindrischen, zöttchenförmigen Zellen; doch finden sich dazwischen Stellen mit Plattenepithelzellen. Aus diesen Befunden und den Angaben Gruvels (1894) schließt Hoffendahl, daß dieser zweite Hohlraum, den er „Niere" nennt, ein modifizierter Abschnitt der „Leibeshöhle" und von dieser aus entstanden sei. Über die erste Anlage dieser „Niere" liegen von Hoffendahl keine Beobachtungen vor. Betreffs der Angabe, daß sich an der Leibeshöhlenbekleidung zwei Zellarten: Plattenepithel- und zylindrische Zellen vorfinden, sei bemerkt, daß auch ich an einer Serie eines jungen *Balanus* im Harnkanal eine Region fand, in der die Wand aus typischen Endsäckchenzellen bestand. Diese Region war ungefähr kreisförmig begrenzt und fand sich im dorsalen Teil des Harnkanals an dessen medialer Wand, ungefähr gegenüber der Einmündung des Endsäckchens in den Harnkanal. Übrigens haben jedenfalls beide Zellarten exkretorische Funktion und es ist wahrscheinlich nur die Natur der Sekrete verschieden. Rätselhaft bleibt die Angabe Hoffendahls, daß die „Leibeshöhle" beim geschlechtsreifen *Poecilasma* zwei Ausmündungen nach außen besitze; die eine soll an der „Unterlippe" (wohl 2. Max.), die zweite „hinter der Unterlippe in der Nähe der Basis des 1. Beinpaares" ausmünden (vgl. auch Koehler).

Zusammenfassung: Aus der Durchsicht der bisherigen Angaben ergibt sich, daß die Teile der Drüse zwar hinsichtlich ihrer Lage und ihres gröberen Baues meist richtig beschrieben, jedoch histologisch vielfach mangelhaft untersucht wurden. Daraus ergeben sich die widersprechenden Ansichten und Deutungen. Meist werden die einzelnen Abschnitte als selbständige Organe betrachtet. In den meisten Fällen begegnen wir nämlich der Auffassung, daß das Endsäckchen allein, bei Hoek Harnleiter und Anfangsteil des Harnkanals die eigentliche Niere darstellen, welche der Antennen- oder Maxillardrüse der übrigen Crustaceen homolog sei, der hier umfangreiche Harnkanal dagegen die Leibeshöhle der Cirripedien darstelle. Die widersprechendsten Angaben finden sich betreffs der Kommunikation zwischen Endsäckchen und Harnleiter. Meist wird ein geschlossenes Endsäckchen angenommen, aus dem die Exkrete durch Osmose in den Harnkanal gelangen sollen, eine Angabe, die bei der Größe des Organs von vornherein sehr unwahrscheinlich klingt. Die einzige genauere Beschreibung und Abbildung der Übergangsstelle findet sich bei Bruntz, enthält aber auch Unrichtigkeiten, wie oben gezeigt wurde. Ich hoffe, meine Befunde darüber werden sich auch bei anderen Cirripedien nachweisen lassen. Nur Bruntz und

Berndt betrachten die Drüse als einheitliches Organ, doch wird auch hier die Homologie der einzelnen Teile mit den typischen Abschnitten der Crustaceenniere nicht entschieden und deutlich genug hervorgehoben. Um oftmalige Wiederholungen zu vermeiden, habe ich in der historischen Darstellung hauptsächlich die Beschreibung des gröberen anatomischen Baues der Drüse, weniger die histologischen Angaben der verschiedenen zitierten Autoren berücksichtigt. Diese Angaben betreffen hauptsächlich den Harnleiter und das Endsäckchen. Der histologische Bau des Harnkanals war nur ungenügend bekannt. So erscheint das Vorhandensein einer Stäbchenkutikula und die Streifung des Plasmas im Epithel des Harnkanals, wodurch die Homologie dieses Abschnittes mit dem Harnkanal des Crustaceennephridiums unzweifelhaft bestätigt wird, nirgends erwähnt.

Zum Schlusse obliegt mir noch die angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Grobben, für die Verleihung eines Arbeitsplatzes in seinem Institute sowie insbesonders für das mir entgegengebrachte Wohlwollen und die Anregung zu dieser Untersuchung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1. P. P. C. Hoek: Report on the Cirripedia collected by H. M. S. „Challenger" during the years 1873—76. Anatomical Part. in: Rep. Challenger. Vol. 10, 1884.
2. M. Nussbaum: Anatomische Studien an kalifornischen Cirripedien. Bonn 1897.
3. R. Koehler: Recherches sur la cavité générale et sur l'appareil excréteur des Cirripèdes in: Compt. Rend. Tome 114, p. 1214—17, 1892.
4. Koulwietz: La constitution et les fonctions du système sécréteur et lymphatique chez les Crustacés. Arb. Labor. Zool. Cabin. Univ. Warschau, 2. Heft, p. 102, 1899 (stand mir nicht zur Verfügung).
5. A. Gruvel: Monographie des Cirripèdes ou Thécostracés. Paris 1905.
6. A. Gruvel: Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes in: Arch. Biol. Tom. XX, 1904.
7. A. Gruvel: Sur le développement du rein et de la cavité générale chez les Cirripèdes in: Compt. Rend. Tom. 119, p. 1228—30, 1894.
8. A. Gruvel: Contribution à l'étude des Cirripèdes in: Arch. Zool. Expér. 1893.
9. L. Bruntz: Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol. T. XX, 1904.
10. Wilh. Berndt: Studien an bohrenden Cirripedien. Arch. Biol. I. Bd., 2. Heft, Berlin 1906.
11. Kurt Hoffendahl: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie von Poecilasma aurantium Darwin. in: Zool. Jahrb. Abt. Morph. 20. Bd. 1904.
12. C. Grobben: Die Antennendrüse der Crustaceen. Arbeiten aus dem zool. Inst. d. Univ. Wien u. zool. Station in Triest. Bd. III, 1881.
13. F. Vejdovsky: Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 69. Bd., 1901.
14. P. P. C. Hoek: Over den anatomischen bouw der Cirripedien in: Versl. Mededeel. Akad. Wet. Amsterdam V. 1886 (stand mir nicht zur Verfügung).

Tafelerklärung.

Allgemeine Buchstabenerklärung.

cu Kutikula der Körperwand,
hd Epithel der Körperwand,
H Lumen des Harnkanals,
E Lumen des Endsäckchens,
W Epithel des Harnkanals,
ez Endsäckchenzellen,
b Basalmembran,
bg Fasern bildendes Bindegewebe in der Umgebung des Bauchmarks (Leydigsche Zellen 2. Grades),
Eb epitheloides Bindegewebe (Leydigsche Zellen 3. Grades),
f derbe wandständige Bindefasern,
sz Schließzellen,
Se Exkret,
bt Blutgerinnsel,
L Lakunen,
m Muskeln.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. *Balanus tintinnabulum.* Ein Stück aus dem Harnleiterepithel gefärbt nach Heidenhain. Vergr. Leitz, Ok. 3, Ölimmers. fb Faserbündel, c Kutikula des Harnleiters.

Fig. 2. *Balanus tint.* Ein Stück aus dem Harnkanalepithel mit angrenzendem Bindegewebe. Vergr. Leitz, Ok. 3, Obj. 7. f_1 der Harnkanalwand aufliegende Stützfasern, gebildet vom epitheloiden Bindegewebe, c Stäbchenkutikula.

Fig. 3. *Balanus tint.* Ein Stück aus dem Endsäckchenepithel. Vergr. Leitz, Ok. 3, Ölimm. k Kerne der Endsäckchenzellen, c das distalwärts davon gelegene Korn unbekannter Bedeutung.

Fig. 4. *Balanus tint.* Übergang des Endsäckchens in den Harnkanal. Vergr. Leitz, Ok. 3, Obj. 5. m Muskeln, c Stäbchenkutikula des Harnkanals.

Fig. 5. *Conchoderma virgata.* Querschnitt des Harnleiters. Vergr. Leitz, Ok. 3, Obj. 7. m Schließmuskeln, s Sehnen, c_1 Chitinkutikula des Harnleiters.

Fig. 6. *Conchoderma virgata.* Wand des Harnkanals mit angrenzendem Bindegewebe. Vergr. Leitz, Ok. 3, Obj. 7. c Stäbchenkutikula des Harnkanals.

Fig. 7. Ein Stück aus dem Endsäckchen einer jungen *Conchoderma virgata.* Vergr. Leitz, Ok. 3, Obj. 5. g Zellgrenzen der Endsäckchenzellen.

Fig. 8. Ein Stück aus dem Endsäckchen einer alten *Conchoderma virgata.* Vergr. Leitz, Ok. 3, Obj. 5. Wd verdickte Basalmembran des Endsäckchens, bf derselben aufliegende Bindefasern.

Fig. 9. *Conchoderma virgata.* Flächenhafter Anschnitt des Harnkanalepithels. Vergr. Leitz, Ok. 3, Ölimm. HK Kerne des Harnkanalepithels, BK Bindegewebskerne, f_1 Stützfasern der Harnkanalwand aufliegend.

Fig. 10. *Conchoderma virgata.* Endsäckchen, die verdickte Basalmembran (Wd) in der Fläche angeschnitten. Vergl. Leitz, Ok. 3, Ob. 7. bf der Basalmembran aufliegende Bindefasern, bk zu deren Bildungszellen gehöriger Kern.

Fig. 11. *Conchoderma virgata.* Übergang zwischen Endsäckchen und Harnkanal. Vergr. Leitz, Ok. 3, Obj. 5. b Basalmembran zwischen Endsäckchen und Harnkanalepithel, b_1 des Endsäckchens, m Membran der Schließzellen, c Stäbchenkutikula des Harnkanals.

Die Bauchmuskulatur der Fische.

Von

Karl Knauer.

(Mit 3 Tafeln und 6 Textfiguren.)

Vorliegende Arbeit, eine vergleichend-anatomische Studie über die Bauchmuskulatur der Fische, ist zum Teile eine Nachprüfung von nicht publizierten Untersuchungen, welche mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor HATSCHEK, vor zirka 20 Jahren in Prag über das gleiche Thema anstellte, zum Teile eine Fortsetzung und ein vorläufiger Abschluß derselben. Herr Professor HATSCHEK hatte die außerordentliche Güte, mir eine Anzahl überaus wertvoller und schöner Zeichnungen, die Ergebnisse seiner damaligen Untersuchungen, für meine Arbeit zur Verfügung zu stellen, welche mir das Eindringen in den Kern der mir gestellten Aufgabe wesentlich erleichterten. Galt es doch einen festen Gesichtspunkt in der Entscheidung einer Frage zu gewinnen, über welche schon viel und von bedeutenden Autoren gearbeitet wurde, ohne daß es zu klaren und einleuchtenden Vorstellungen gekommen wäre. Aber auch abgesehen von den irrigen theoretischen Voraussetzungen, finden sich einige offenkundig falsche Beobachtungen in der Literatur angegeben, die das Verständnis der Frage keineswegs erleichtern. Wenn ich nun glaube, durch gewissenhafte Untersuchung des mir zur Verfügung stehenden Materiales und durch Sichtung der gewonnenen Tatsachen nach einem Gesichtspunkte einer richtigen Lösung der Frage näher gekommen zu sein, so sehe ich mich veranlaßt, Herrn Professor HATSCHEK für die zielbewußte Anleitung, die er mir für meine Arbeit gab, sowie für die gütige Überlassung der oben erwähnten Zeichnungen meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Professor SCHNEIDER, Herrn Prof. JOSEPH und Herrn Dr. CZWIKLITZER für das rege Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten, sowie für so manche wertvolle Anregung zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Wir werden uns nach einem kurzen geschichtlichen Überblick der Frage, was wir als Bauchmuskulatur bei den Fischen zu bezeichnen haben, zuwenden und sodann in die Besprechung der einzelnen untersuchten Typen eingehen.

Schon in Cuviers „Histoire naturelle des poissons" finden wir eine Untersuchung und Beschreibung der Muskulatur der Fische. In demselben Jahre veröffentlichte J. F. Meckel im III. Bande seines Systems der vergleichenden Anatomie die Ergebnisse umfangreicher Untersuchungen. Gegenüber diesen Arbeiten, welche vorwiegend beschreibender Natur sind, stellt Johannes Müllers „Vergleichende Anatomie der Myxinoiden" einen großen Fortschritt dar, da in diesem Werke schon die Einteilung der Rumpfmuskulatur aller Wirbeltiere nach einem festen System versucht wird. Er teilte die Muskulatur in Seitenrumpfmuskeln, Interkostalmuskeln (Intercostales [transversarii und spinales], Rectus abdominis) und seitliche Bauchmuskeln (beide Obliqui, Transversus) ein und erklärte, daß bei den Fischen das System der Seitenrumpfmuskeln am ausgebildetsten sei und alle anderen Rumpfmuskeln verdrängt habe; die Intercostales seien nach außen mit den Seitenrumpfmuskeln verwachsen. Huxley (5) unterscheidet episkelettale Muskeln, aus den Urwirbeln entstanden und über dem Innenskelett liegend, und hyposkelettale, welche unter dem Innenskelett entwickelt sind. Bei den Fischen besteht das Hauptmuskelsystem des Rumpfes aus episkelettalen Muskeln, welche dicke, seitliche Längsfaserlagen bilden. Diese treffen in der unteren Mittellinie zusammen und teilen sich vorn in eine dorso- und ventrolaterale Masse. Erst Goette (3) und Anton Schneider (10) befaßten sich eingehender mit dieser Frage, indem sie die einzelnen Gruppen der Fische hinsichtlich ihrer Muskulatur gesondert untersuchten. Beide stellten neue Einteilungen der Muskulatur auf, Goette in eine äußere und innere Segmentschichte und in eine innere Bauchmuskelschichte, Anton Schneider dagegen in Parietal- und Visceralmuskeln, wobei ersteren die Längsmuskeln (Rückenmuskeln und Rectus abdominis), der äußere Obliquus und der Afterflossenmuskel zuzuzählen sind. Goette erklärt sich die einfachen Muskulaturverhältnisse der Fische durch Rückbildung aus einer hypothetischen ursprünglichen Sonderung. Wir werden bei der Besprechung der einzelnen Gruppen die Befunde Goettes und Schneiders sowie der späteren Forscher diskutieren.

Unsere erste Frage wird naturgemäß die sein, ob überhaupt bei den Fischen eine Bauchmuskulatur gesondert auftritt und welcher Teil der Körpermuskulatur als solche zu bezeichnen ist. Schon

Meckel (8) spricht von einer Trennung der Muskulatur in einen oberen und unteren Abschnitt (Rücken- und Bauchmuskeln). Bei den Plagiostomen ist diese Trennung vollkommener als bei den Knochenfischen und wird durch einen breiten Sehnenstreif, der von der Seite der Wirbel ausläuft, bewirkt. Johannes Müller (9) erwähnt bei den Fischen einen Bauchteil der Seitenrumpfmuskeln, der namentlich im Schwanze eine große Analogie zum Rückenteil aufweist. Das System der seitlichen Bauchmuskeln, das er bei den Myxinoiden und bei den Proteiden (Menobranchus) beschreibt, und welchem er den Musc. oblique descendens, den Musc. obliquus internus und den queren Bauchmuskel zurechnet, fehlt nach seiner Angabe den Fischen. Auch Stannius (11) und Huxley (5) geben schon eine sekundäre Teilung des Seitenrumpfmuskels in einen dorsalen und ventralen Teil an, von denen der erstere mit dem Schädel, der letztere teils mit dem Brustgürtel verbunden ist, teils zum Schädel, Zungenbein und Unterkiefer zieht. Die Trennungslinie ist nicht angegeben, doch aus der Art der Einteilung und aus der Angabe der Befestigung läßt sich schließen, daß Huxley dieselbe Grenze vorschwebte. wie den meisten späteren Autoren, nämlich die Ebene, welche oberflächlich durch die Seitenlinie angedeutet wird. Goette (3) beobachtete bei embryonalem Material außer der Stammuskulatur noch einen mittleren Bauchmuskel, welcher die Anlagen eines Obliquus internus und Rectus abdominis enthält, und einen oberflächlichen Obliquus externus. Alle diese verschmelzen nach seiner Anschauung später zum sogenannten Seitenrumpfmuskel, bei welchem nur die Trennung der beiden Stammuskelhälften in eine dorsale und ventrale Masse übrig bleibt. Ihre Grenze wird durch die Seitenlinie bezeichnet. Anton Schneider (10) spricht von einer Spaltung des Rückenmuskels dicht hinter dem Schultergürtel bei Ganoiden und Teleostiern. Außer dieser Spalte gibt er (nach Stannius) das Interstitium laterale als eine den Muskel lateral durchschneidende Spalte an. Neben dem Rückenmuskel unterscheidet er bei den Fischen nur noch den Rectus abdominis. Bei ihm existiert der Begriff der Bauchmuskulatur nicht.

Gegenbaur (2), welcher wie Wiedersheim (12) und Maurer (6, 7) die Grenze zwischen Rücken- und Bauchmuskulatur ebenfalls als durch die Seitenlinie bezeichnet angibt, sieht den Anstoß zur Scheidung zwischen den beiden Muskelgruppen in der Differenz des vorderen Anschlusses des Seitenrumpfmuskels, indem die Befestigung des dorsalen Abschnittes am Schädel der des ventralen am Schultergürtel (respektive seiner Fortsetzung zu dem Visceralskelett) weit

überlegen ist. Durch diese Differenz der Ursprungsbefestigung wird bei der Aktion der gesamten Seitenstammuskulatur die Einheitlichkeit zur Auflösung gebracht und es tritt selbständige Differenzierung der beiden Abschnitte ein.

Die Befunde Hatschecks ließen diese Angabe Gegenbaurs und damit den allgemein üblichen Begriff der Bauchmuskulatur zweifelhaft erscheinen. Bei genauer Untersuchung läßt sich nämlich feststellen, daß nicht nur der von Gegenbaur angegebene dorsale Teil (über dem Interstitium laterale) am Schädel befestigt ist, daß vielmehr auch eine unter demselben gelegene Muskelpartie bis an den Schädel zu verfolgen ist (Fig. 2. 8). Oberflächlich ist die Begrenzung dieser Muskelpartie namentlich bei Selachiern und Stören deutlich zu erkennen (Fig. 1). Bei diesen verläuft sie ventral parallel zur Seitenlinie, und zwar zeigen die oberhalb der Grenzlinie gelegenen Muskelpartien einen geraden Verlauf von vorn nach hinten, die unter ihr gelegenen einen schrägen Verlauf von hinten oben nach vorn unten. (Die hievon abweichenden Verhältnisse bei den Teleostiern und Dipnoern werde ich bei der speziellen Besprechung derselben erklären.) Diese letztere Muskelpartie nimmt an der Ventralseite einen geraden Faserverlauf an und geht vorne in den geraden Halsmuskel (Musc. sternohyoideus) über. Es liegt nun nahe, die Grenze zwischen Rücken- und Bauchmuskulatur nicht im Interstitium laterale gegeben zu sehen, sondern in einem anderen Interstitium, welches als Interstitium sublaterale zu bezeichnen wäre, und als schiefe mehr minder derbe Faszie von vorn nach hinten verläuft. Als Rückenmuskulatur ist demnach der Teil der Körpermuskulatur zu bezeichnen, welcher seine vordere Befestigungsstelle am Schädel hat, als Bauchmuskulatur dagegen jener Teil, der sich nach vorn zu in die gerade Halsmuskulatur fortsetzt. Als Begrenzungsfläche hat nicht das Interstitium laterale, sondern das Interstitium sublaterale zu gelten.

Nachdem wir uns über die Fortsetzung der Bauchmuskulatur nach vorne orientiert haben, müssen wir uns die Frage nach der Fortsetzung der Bauchmuskulatur in den Schwanz stellen. Die Autoren bejahen diese Frage selbstverständlich, da ihnen ja alle Muskeln unter dem Interstitium laterale als ventrale gelten und mit diesem bis in den Schwanz zu verfolgen sind. Doch auch der bedeutend kleinere Teil der Körpermuskulatur, den wir nach obiger Erörterung als Bauchmuskulatur bezeichnen, setzt sich, wie die Untersuchung lehrt, in den Schwanz fort.

Wir wenden uns nunmehr einer speziellen Besprechung der Bauchmuskulatur bei den einzelnen Gruppen zu. Untersucht wurden von Selachiern *Squalus acanthias* und *Scylliorhinus canicula*, von Stören *Acipenser ruthenus* und *naccari*, von Teleostiern *Clupea harengus*, *Salmo fario*, *Leuciscus rutilus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Esox lucius*, *Lucioperca sandra*, *Trigla hirundo*. Von Dipnoern stand mir leider kein Material zur Verfügung; es werden hier die nicht publizierten Befunde Hatscheks an Protopterus angegeben.

Selachier.

Bei den Selachiern sehen wir die ursprünglichsten Verhältnisse einer wohl ausgebildeten und deutlich abgegrenzten Bauchmuskulatur. Diese Trennung wurde von Goette (3) bei Selachierembryonen schon beschrieben. Er gibt eine Trennung der Stammuskeln von einem Bauchmuskel an, dessen Fasern oben schräg und unten horizontal verlaufen und dessen verdünnter Rand kaum merklich über den der Stammuskel übergreift. Er erwähnt aber nicht, daß diese Sonderung auch beim erwachsenen Selachier deutlich zu sehen ist. Es tritt keineswegs eine Verschmelzung mit der Stammuskulatur (Rückenmuskel) ein. Wenn man die Cutis wegpräpariert, findet man eine derbe bindegewebige Faszie, welche zu beiden Seiten des Rumpfes stärker entwickelt ist als an der Bauchseite. Diese Faszie läßt sich sehr schwer entfernen; doch erleichtert sich die Untersuchung dadurch sehr, daß man frisches unkonserviertes Material kurze Zeit kocht. Dadurch verleimt das Bindegewebe und die Muskulatur ist in allen ihren Teilen frei zu präparieren (Fig. 1). Wir sehen beiderseits äußerlich die Grenze der Bauchmuskulatur von der Brustflosse zur Bauchflosse deutlich gegeben, da die darüber gelegene Rückenmuskulatur einen geraden Faserverlauf von vorn nach hinten zeigt, während die Bauchmuskulatur schräg von hinten oben nach vorn unten zieht. Ventralwärts geht die schiefe Faserrichtung immer mehr in einen geraden Verlauf über, so daß wir, das Objekt von der Bauchseite betrachtend, einen geraden Faserverlauf vom Schultergürtel bis zum Becken beobachten. Die Masse der Bauchmuskulatur sieht man vom Schultergürtel an langsam abnehmen. Auf einem Querschnitte durch das Objekt (Fig. 4) sehen wir die Grenze der Bauchmuskulatur durch eine schief von außen nach innen herunterziehende Faszie gegeben, an der die Kästchen des Rückenmuskels mit denen des Bauchmuskels fast rechtwinkelig zusammenstoßen. Rechts und links, ungefähr in der Mitte der Innenfläche jeder Hälfte der Bauchmuskulatur, verläuft eine Vene. Diesen

ganzen hier beschriebenen Muskelkomplex bezeichnete Anton Schneider (10) irrtümlich als Rectus, wobei er außer acht ließ, daß die Fasern dieser Muskulatur seitlich ausgesprochen schräg verlaufen. Dieser schräge Verlauf ist sonst in der Literatur überall beschrieben [Goette(3), Gegenbaur(2) Wiedersheim(12), Maurer (6. 7)]. Aus Goettes Darstellung und der von ihm gegebenen Tabelle erhellt, daß er bei den Selachiern nur Muskel der „inneren Segmentschichte" angibt, und zwar im Rückenteil eine obere und untere Hälfte der Stammzone (über, respektive unter der Rippenlinie befindliche Rücken- und Schwanzmuskeln), im Bauchteil als Repräsentant den mittleren Bauchmuskel. Letzterer zerfällt in drei Abschnitte (Musc. sternohyoideus und geniohyoideus, Musc. rectus abdominis, der letzte [Fortsetzung in den Schwanz] ist ihm fraglich). Goette bezeichnet also auch gleich Schneider den Rumpfabschnitt des sich über die Rückenmuskulatur schiebenden Muskels als Rectus abdominis. Dieser Bezeichnung kann aus dem oben angegebenen Grunde nicht beigestimmt werden.

Wenn Gegenbaur sagt, daß bei Selachiern der dorsale Teil der Ventralmuskulatur noch einen geraden Faserverlauf behält, während ventralwärts die Fasern eine schräge Richtung einnehmen, so ist nach unserer früher dargelegten Auffassung jener dorsale Teil Rückenmuskulatur. Das gleiche gilt auch für die Beschreibung Maurers (6) und Humphreys (4). Der letztere nahm ebenfalls bei den Haifischen die Trennung der dorsalen und ventralen Muskulatur durch die Seitenlinie an und teilt die letztere wieder in einen latero-ventral- und einen medio-ventral-part ein. Der medio-ventral-part entspricht dem „ventralen Teil" der Ventralmuskulatur in der Darstellung Gegenbaurs, Maurers und Wiedersheims, nach unserer Auffassung dagegen der ganzen Bauchmuskulatur.

Von Belang ist, daß in der ganzen Rumpfregion der Bauchmuskel sich seitlich über den Rückenmuskel schiebt (Fig. 3, 4, 5), ein Verhalten, welches schon an Embryonen zu konstatieren ist. Die Faszie des Bauchmuskels geht in die des Rückenmuskels über. Als Fortsetzung der Bauchmuskulatur nach vorne gibt schon Schneider den parietalen Musc. sternohyoideus und den visceralen Sternobranchialis an. Goette nennt den Sternohyoideus und Geniohyoideus als Fortsetzung. — Die Bauchmuskulatur setzt sich in ihrem unteren gerade verlaufenden Teile vorne an den Schultergürtel an. Der seitlich schräg verlaufende Teil setzt sich zum Teil in die Muskulatur der Brustflossen fort, zum Teil zieht er ventralwärts ebenfalls zum Schultergürtel. Vom Schultergürtel an beginnt.

etwas seitlich über die Enden der Flossenmuskulatur gelagert, die gerade Halsmuskulatur, aus zwei Hälften bestehend, welche in ihrem Faserverlauf erst konvergieren, dann aber sich in geradem Faserverlauf bis zum Zungenbein erstrecken (Musc. sternohyoidei). Sie werden zum größten Teile beiderseits überdeckt von den visceralen Musc. geniohyoidei, die bis vorn an das Kinn ziehen. Oberflächlich unter der Cutis spannt sich der Musc. mylohyoideus (Constrictor superficialis Vetter) in strahlenförmig von der Mittellinie nach beiden Seiten konvergierenden Fasern über die früher beschriebene Muskulatur. Am Sternohyoideus kann man zwei Partien unterscheiden, eine ventrale, die sich bis zum Zungenbein fortsetzt, und eine dorsale, welche sich in Bündel teilt und mit diesen an die Kiemenbogen ansetzt. Diesen dorsalen Teil bezeichnet SCHNEIDER als Sternobranchialis.

Wie schon früher bemerkt, geben die meisten Autoren eine Fortsetzung der Bauchmuskulatur in den Schwanz an. Sie werden dazu veranlaßt, weil sie die obere Begrenzung derselben äußerlich durch die Seitenlinie gegeben sehen, welche ja bis an das hintere Körperende zu verfolgen ist. Diese Angabe bezieht sich natürlich auch auf die Selachier. GOETTE (3), dem die Fortsetzung des mittleren Bauchmuskels (welcher nach unserer Anschauung bei den Selachiern überhaupt der ganzen Bauchmuskulatur entspricht) in den Schwanz fraglich erscheint, begründet diese Ansicht mit einem Befund an reifen Mustelusembryonen, wo eine Fortsetzung des sich hier stark über die Stammuskulatur schiebenden Bauchmuskels in den Schwanz vorgetäuscht werde, tatsächlich aber nicht stattfinde. Da mir embryonales Material nicht zur Verfügung stand, untersuchte ich große Exemplare von Acanthias und kam zu dem Resultate, daß eine Fortsetzung in den Schwanz tatsächlich vorliegt. Allerdings läßt der Augenschein bei oberflächlicher Betrachtung diese Fortsetzung nicht deutlich erkennen, weil die in der Rumpfregion scharf erkennbare Grenzlinie nur bis zur seitlichen Ansatzstelle der Bauchflossenmuskulatur zu verfolgen ist (Fig. 1). Entfernt man aber vorsichtig die Flossenmuskulatur, so sieht man die Grenzlinie weiter in die Schwanzregion verlaufen, wobei zu bemerken ist daß sie sich hinter der Beckengegend allmählich mehr ventralwärts wendet, so daß die ganze Bauchmuskulatur vom Becken an immer mehr an Breite abnimmt. Eine einfache Überlegung läßt auch das verschiedene Bild der Querschnitte aus Rumpf- und Schwanzregion leicht deuten. Während wir nämlich in der Rumpfregion die Begrenzungsfläche der Rücken- und Bauchmuskulatur (das Interstitium

sublaterale) schief von oben außen gegen die Leibeshöhle herunterziehen sehen, sehen wir dieselbe in der Region hinter dem Becken von außen unten aufwärts steigen (Fig. 4, 6, 7). Stellen wir uns vor, daß die Begrenzungsfläche sich dreht, und zwar mit dem äußeren Rande mehr als mit dem inneren (und das geschieht in der Tat dadurch, daß die äußere Begrenzungslinie immer mehr ventralwärts zieht), so sehen wir die Lage der Begrenzungsfläche in der Schwanzregion erklärt.

Was die Verhältnisse in der Beckenregion anbelangt, so sehen wir die an der Ventralseite gerade vom Schultergürtel zum Becken verlaufenden Fasern sich zum größten Teile an diesem festsetzen. Rechts und links gehen die oberflächlichen Partien in die Muskulatur der Bauchflossen, die seitlichen und tieferen seitlich, respektive unter dem Beckengürtel weg in die Schwanzregion über (Fig. 5). An der hinteren Fläche des Beckengürtels nehmen, durch den After voneinander geschieden, zwei Muskelzüge ihren Ursprung, die sich mit der aus der Rumpfregion in den Schwanz ziehenden Bauchmuskulatur vereinigen. Nur ein kleiner Teil dieser am Becken sich ansetzenden Muskulatur umgibt ringförmig den After als Afterschließmuskel. Vom Becken an zieht die Bauchmuskulatur, an Breite ständig abnehmend, bis zum hinteren Körperende. Oberflächlich ist die Trennung von der Rückenmuskulatur kaum mehr wahrnehmbar, während sie an den Querschnitten deutlich verfolgt werden kann (Fig. 6, 7). Durch diese Befunde erweist sich auch die Angabe Schneiders, daß der Rectus (Schneider) der Elasmobranchier (siehe oben) sich nur bis zum Becken fortsetze, als unrichtig.

Die ganze Bauchmuskulatur erscheint uns als ein einheitlicher Komplex, es ist keine Differenzierung in einzelne Teile eingetreten. Ein Rectus ist nicht als abgegrenzt anzugeben, es sei denn, daß man jene Partie der Bauchmuskulatur, welche an das Becken befestigt ist, als den einem Rectus abdominis entsprechenden Teil der Bauchmuskulatur bezeichnet. Den schiefen Verlauf der seitlichen Partien des Muskels kann man mit Gegenbaur, Wiedersheim und Maurer einen Verlauf im Sinne des Obliquus internus bezeichnen.

Störe.

Betreffs der Störe (respektive der in der Literatur als Ganoiden zusammengefaßten Formen) machen wir die interessante Bemerkung, daß sie von den Autoren hinsichtlich ihrer Muskulatur immer mit den Teleostiern zusammen behandelt werden, ein Modus, der inso-

ferne befremden muß, als sich gar keine Übereinstimmung im Verhalten der Muskulatur bei diesen Gruppen finden läßt. Vielmehr zeigen sowohl ein Präparat der ganzen Muskulatur, als auch die Querschnitte bei den Stören große Analogien mit den Verhältnissen bei den Selachiern (Fig. 8—14). Die Bauchmuskulatur ist ebenfalls über die Rückenmuskulatur geschoben und zeigt auch in ihren seitlichen Partien denselben schrägen Verlauf nach vorn unten (nicht wie GEGENBAUR angibt, umgekehrt), welcher ventralwärts allmählich in einen geraden Faserverlauf übergeht. Sie hat ihre größte Breite dicht hinter dem Schultergürtel, wo ihre obere Begrenzung durch die aufgekrümmten Enden der vordersten Rippen markiert wird (Fig. 11). Von dort sehen wir die schräg herabziehende Bauchmuskulatur zum Teil sich am Schultergürtel festsetzen; zum Teil geht sie allmählich in einen geraden Faserverlauf über und setzt sich, vereinigt mit den gerade verlaufenden Fasern des ventralen Teiles, in zwei getrennte gerade verlaufende Halsmuskeln (Sternohyoidei) fort. Diese sind vorne am Zungenbein befestigt (Fig. 8. 9. 10).

ANTON SCHNEIDER gibt bei den Ganoiden einen Rectus an, welcher vom Beckenknorpel bis zum Zungenbein reicht. Dieser von ihm als Rectus bezeichnete Muskel entspricht (analog seinem Rectus der Haifische) dem ganzen, von uns als Bauchmuskulatur bezeichneten Teil der Körpermuskulatur. SCHNEIDER erwähnt auch die durch die Faszie gebildete deutliche Grenzfläche gegen den Rückenmuskel. Er konnte hier eher von einem Rectus sprechen als bei den Selachiern, weil der seitliche Faserverlauf namentlich in der hinteren Rumpfregion nicht so ausgesprochen schräg ist als bei diesen. Seine Angabe, daß dieser „Rectus" sich nur bis zum Becken erstreckt, läßt sich nicht anders erklären, als daß SCHNEIDER, der ja nie den Begriff einer Bauchmuskulatur gebraucht und nur zwischen Rückenmuskel und Rectus unterscheidet, die Muskulatur nicht in den Schwanz verfolgt hat. Der Übergang in den Schwanz ist bei den Stören wegen der geringen Größe der Beckenknorpel noch augenfälliger als bei den Selachiern und ebenso wie bei diesen nimmt hier die Bauchmuskulatur immer mehr an Breite ab.

Zu bemerken ist, daß die Bauchmuskulatur hinter dem Schultergürtel in der ventralen Medianlinie etwas auseinanderweicht (Fig. 12). Die sich an die Beckenknorpelstücke ansetzenden Muskelpartien könnten im Sinne des Rectus abdominis der Teleostier und Dipnoer gedeutet werden. Eine Zusammensetzung der Bauchmuskulatur der Störe aus zwei Schichten, wie sie von GEGENBAUR und WIEDERSHEIM angegeben wird, konnte ich nicht finden. Die Bauchmusku-

latur der Störe besteht vielmehr aus einer einzigen, nicht weiter differenzierten Schichte, welche sich über die Rückenmuskulatur schiebt.

Teleostier.

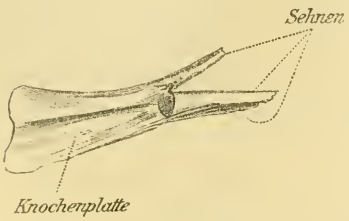
Die Verhältnisse bei den Teleostiern sind weit komplizierter als bei den Selachiern und Stören. Die allgemein in der Literatur vertretene Ansicht ist, daß die ventrale Muskulatur bei den Teleostiern bereits einen Fortschritt in der Schichtenentfaltung aufweist. Die oberflächlichen Fasern nehmen hier jedoch den umgekehrten Verlauf gegenüber jenen bei den Selachiern, indem sie zwar schräg, allein ventral- und schwanzwärts verlaufen. Die tiefere Faserschichte zeigt entgegengesetzten Verlauf (Gegenbaur, Wiedersheim). Zu einer scharfen Schichtenbegrenzung ist es nach Gegenbaur aber auch hier noch nicht gekommen; außerdem wird ein bis zum Beckengürtel sich erstreckender Rectus als deutlich abgegrenzt angegeben. Diese Ansicht stimmt auch mit den Befunden Goettes an Teleostierembryonen überein, nur daß Goette diese Sonderung der Muskulatur (bis auf den Rectus) auf das embryonale Stadium beschränkt wissen wollte und ein späteres Verschmelzen derselben zu den beiden Seitenrumpfmuskeln annahm. Bei Schneider finden wir nur einige Bemerkungen über den Rectus der Knochenfische und über die Fortsetzung der Muskulatur in die Kopfregion.

Gegenbaur homologisiert die innere Schichte der Muskulatur der Teleostier mit der äußeren der Selachier und vermutet, daß dieses verschiedene Verhalten mit dem der Rippen im Zusammenhange steht, indem diese bei den Selachiern, nicht zur vollen Ausbildung kommend, lateral zur Oberfläche treten, während ihre Ausbildung bei den Teleostiern in die Bauchwand erfolgt. Diese Erklärung ist insoferne ganz unzulässig, weil die Selachierrippe im Interstitium laterale liegt und zu der schräg verlaufenden Muskulatur in gar keiner Beziehung steht, sondern eine Beziehung nur zu der gerade verlaufenden Rückenmuskulatur aufweist. Gegenbaur ist also nicht zu dem Ausspruche berechtigt, daß die Rippen in homologen Schichten liegen. In der Ablenkung vom geraden Verlauf soll sich nach Gegenbaur in beiden Schichten eine Leistungssteigerung der Muskulatur der Bauchwand ausdrücken, welche dadurch eine kräftige Wirkung auf den Inhalt des Rumpfcoeloms auszuüben vermag.

Die zu Beginn dieses Kapitels angedeutete allgemein herrschende Ansicht kann aber nur dann plausibel erscheinen, wenn man auch die Ansicht ihrer Autoren über den Begriff der Bauchmusku-

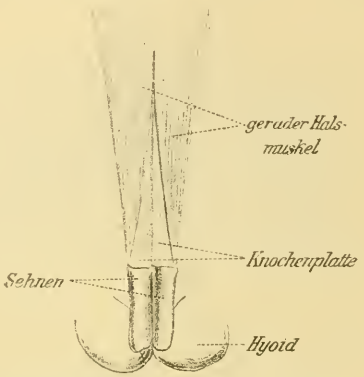
latur teilt. Wir haben als solche nur den Teil der Körpermuskulatur bezeichnet, welcher gegen die Kopfregion zu einen Übergang in die gerade Halsmuskulatur zeigt. Wenn wir Vertreter der Teleostier auf diese Fortsetzung ihrer Bauchmuskulatur nach vorne untersuchen, so sehen wir, daß die oberflächliche, mächtig entwickelte Muskelschichte mit dem beschriebenen schrägen Faserverlauf (abgesehen von geringen Beziehungen zum oberen Teil des Schultergürtels) bis an die Schädelbasis zu verfolgen ist, während die dünnere, in der Tiefe gelegene Schichte abwärts ziehend sich teilweise an den Schultergürtel ansetzt, teilweise vereinigt mit den geraden Muskeln der Bauchseite als gerade Halsmuskulatur bis an das Zungenbein zieht. Diese gerade Halsmuskulatur besteht aus zwei Hälften, zwischen denen sich meistens (Schneider) eine Knochenplatte befindet. An diese setzen sich vorne an der Ventral-

Fig. A.



Knochenplatte zwischen den beiden Hälften der geraden Halsmuskulatur von *Lucioperca sandra*.

Fig. B.



Befestigung der geraden Halsmuskulatur am Zungenbein, ventral gesehen (*Lucioperca sandra*).

seite zwei starke Sehnen an, welche sich an den Hyoidstücken des Zungenbeinbogens befestigen. Die Knochenplatte weist auch einen dorsalen Fortsatz auf, welcher ebenfalls durch eine Sehne mit der auf das Glossohyale folgenden Copula verbunden ist (Fig. A). Mit diesen drei Sehnen ist die gerade Halsmuskulatur am Kiemenskelett befestigt (Fig. B).

Die Angabe Schneiders, daß sich der Sternohyoideus aus zwei der Länge nach zusammengewachsenen Muskeln (Hyodorsalis und Hyoventralis) zusammensetzt, die als Fortsetzung des Rückenmuskels und des Rectus zu betrachten sind, ist dadurch zu verstehen, daß Schneider offenbar schon die oben erwähnte Fortsetzung der inneren Schichte (von ihm als Rückenmuskulatur aufgefaßt) in die Halsmuskulatur bemerkte.

Nachdem wir uns darüber klar geworden sind, welche Teile der Körpermuskulatur in die gerade Halsmuskulatur zu verfolgen sind, gewinnen wir bei den Teleostiern den Eindruck, daß sich hier die Rückenmuskulatur über die Bauchmuskulatur schiebt, das umgekehrte Verhalten wie bei den Selachiern und Stören (Fig. 15, 16, 17). Die oberflächliche Schichte der vermeintlichen ventralen Muskulatur ist, da sie sich an den Schädel fortsetzt, ein Teil der Rückenmuskulatur.

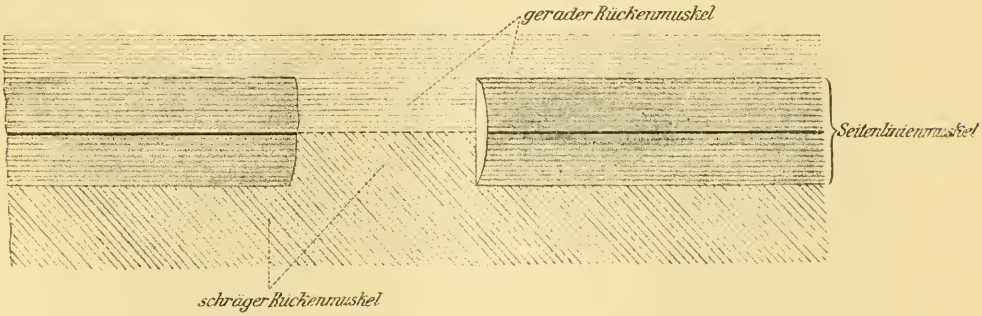
Maurer (7) gibt bei Teleostierembryonen eine frühzeitige Differenzierung der ventralen Muskulatur in einen tiefer gelegenen Muskel, der sich wie der Obliquus internus der höheren Wirbeltiere verhält, gegen die ventrale Medianlinie zu allmählich gestreckten Verlauf annimmt und einen Rectus bildet, und in eine sich später bildende oberflächliche Schichte an. Diese zweite Schichte ist nach Maurers Angabe viel schwächer und sowohl im dorsalen als ventralen Bereiche der Seitenrumpfmuskulatur vorhanden; von der bedeutend stärkeren medialen Schichte ist sie scharf durch eine Bindegewebsschichte getrennt; in der dorsalen Körperhälfte verlaufen ihre Fasern gerade, während sie unter der Seitenlinie allmählich den Verlauf von dorsal-cranial nach ventral-caudal annehmen (Obliquus externus). Ventralwärts sollen auch die Fasern der oberflächlichen Schichte geraden Verlauf annehmen und nahe der ventralen Mittellinie im Zusammenhange mit dem aus der tiefen Schichte entstandenen Rectus stehen. In diesen Verhältnissen der Bauchmuskulatur bei den Teleostiern sieht Maurer den Übergang zu jenen bei den Amphibien gegeben. — Ich vermisse bei dieser Darstellung eine Erklärung des definitiven Zustandes der Teleostier, den Maurer schon in einer früheren Arbeit (6) beschrieben hat und der gegen die oben beschriebenen Verhältnisse des jugendlichen Stadiums wesentlich abweicht.

Wir sehen nämlich (Fig. C und Fig. 15—20) wohl dorsal und ventral von der Seitenlinie eine dünne oberflächliche Muskelschichte mit geradem Faserverlauf, welche sich schon durch ihre abweichende, meist rötliche Färbung deutlich von der übrigen Rückenmuskulatur abhebt. Dieser Muskel ist in seiner Mitte, die der Lage nach mit der Seitenlinie verläuft, etwas dicker, während er dorsal und ventral immer dünner wird. Er geht keineswegs mit seiner ventralen Hälfte in die schräge Muskulatur über, sondern überlagert sie. Entfernt man ihn, so sieht man die schrägen Fasern sich bis an das Interstitium laterale fortsetzen, während über diesem Interstitium die geraden Fasern des Rückenmuskels zu sehen sind. Der aufgelagerte Muskel wird als

Seitenlinienmuskel (Gegenbaur) oder als Rectus lateralis bezeichnet. Seine Ableitung von der ventralen Muskulatur hält Gegenbaur nicht für sichergestellt. Am deutlichsten ist seine Abgrenzung auf den Querschnittsbildern zu sehen.

Andererseits ist beim erwachsenen Teleostier auch nicht die von Maurer für das Jugendstadium angegebene Ausdehnung der schrägen Schichte bis hinunter zur ventralen Mittellinie und eine Verbindung der beiderseitigen Hälften zu konstatieren. An der Ventralseite tritt vielmehr die tiefere Schicht zutage und zieht, nachdem sie geraden Faserverlauf angenommen hat, nach vorne. Besonders deutlich fand ich diese Verhältnisse bei Trigla vorliegen. Man sieht bei dieser Form den schrägen Rückenmuskel von der tieferen Schichte, die einen umgekehrt schrägen Faserverlauf

Fig. C.



Schematische Darstellung der Lagerungsverhältnisse und des Faserverlaufes von Rücken- und Seitenlinienmuskulatur bei Teleostiern.

hat, oberflächlich scharf abgegrenzt, indem nämlich hier die schräge Bauchmuskulatur (innere Schichte) in der vorderen Körperregion, in der Gegend der hier weit nach vorne verschobenen Bauchflosse sehr mächtig entwickelt ist und nur wenig unter der Grenzlinie des Seitenlinienmuskels schon an die Oberfläche tritt (Fig. 20). Der schräge Teil der Rückenmuskulatur ist in dieser Region sehr schmal, wird aber sehr bald breiter, so daß er in der Afterregion den hier gerade verlaufenden Bauchmuskel bis auf einen schmalen Streif beiderseits verdrängt hat. Diese beiden Streifen verschmelzen hinter dem After mit der Rückenmuskulatur und setzen sich so in die Schwanzmuskulatur fort.

Auf den Befund Maurers an Teleostierembryonen zurückkommend, möchte ich bemerken, daß es wünschenswert wäre, auch die weitere Differenzierung der Bauchmuskulatur zu verfolgen unter

steter Berücksichtigung der Verhältnisse beim entwickelten Tiere, da nur so die Verhältnisse der Differenzierung beim jugendlichen Stadium richtig gedeutet werden können.

Ich will nun, von meinen Beobachtungen bei Trigla ausgehend, noch die Fortsetzung der Bauchmuskulatur in den Schwanz, sowie einzelne Differenzierungen an dieser Muskulatur besprechen.

Bei den Teleostiern ist die Bauchmuskulatur viel schlechter in den Schwanz zu verfolgen, da die Beobachtung der vom Rückenmuskel bedeckten Schichte ziemliche Schwierigkeiten bereitet. Diese wird nämlich von vorne nach hinten zu immer dünner und ist an den Querschnittsbildern nur bis in die mittlere Region des Körpers deutlich abgegrenzt zu sehen (Fig. 15, 16, 17). Durch Abtragen des schrägen Rückenmuskels konnte ich konstatieren, daß der Bauchmuskel noch in der Afterregion der Wand der Leibeshöhle anliegt. Seine weitere Fortsetzung in den Schwanz vermochte ich nicht zu sehen. Hinter der Afterregion nimmt die Muskulatur der Afterflosse den Raum zwischen den beiden ventralen Hälften der Rückenmuskulatur ein (Fig. 18). Auch die gerade Muskulatur der Bauchseite wird durch das Herabrücken der Rückenmuskulatur auf einen immer kleineren Raum beschränkt. Ihren Übergang in den Schwanz, den ich schon oben bei Trigla erwähnt habe, kann man wohl verfolgen, allein eine Begrenzung ist weder auf den Querschnitten, noch in einem Präparat der Muskulatur genau zu konstatieren.

Bei dieser an der Ventralseite des Körpers gerade verlaufenden Muskulatur kommt es zu einigen Differenzierungen. Ein Rectus ist beiderseits deutlich abgegrenzt, welcher sich von dem Schultergürtel bis zum Vorderende der Beckenknorpel erstreckt (Fig. 15, 16). Die Angaben der Literatur stimmen über den Rectus überein. Mit einer Lageveränderung der Bauchflosse (Pisces thoracici Gegenbaur) wird die Sonderung des Rectus am deutlichsten, allerdings ist seine Länge dann geringer.

Hinter der Bauchflosse nehmen zwei in der geraden Bauchmuskulatur beiderseits der ventralen Mittellinie verlaufende, scharf gesonderte Muskelstränge ihren Beginn (Fig. 17). Diese wurden schon von Cuvier (1) beim Barsch beobachtet und als muscles grêles (schlanke Muskeln) beschrieben. Unter gleichem Namen beschrieb sie Vogt bei den Salmoniden (Embryologie des Salmones 1842), welcher auch den Rectus so nennt. Schneider rechnet sie zu den Flossenmuskeln. Nach den Ergebnissen meiner Untersuchung kann ich letzterer Auffassung nur teilweise beipflichten; man sieht nämlich die zwei Muskelstränge bis zum After parallel verlaufen und denselben ring-

förmig umschließend in die Muskulatur der Afterflosse übergehen (Fig. 18). Ihre Bedeutung ist also danach klar, sie fungieren als Afterschließmuskel. Ein ganz ähnliches Verhalten sahen wir ja schon bei den Haifischen, wo hinter dem Becken zwei Muskelstränge den After als Schließmuskel ringförmig umgeben.

Wenn wir die etwas komplizierteren Verhältnisse der Bauchmuskulatur der Teleostier rekapitulieren, so hat als Hauptunterschied gegen die früher besprochenen Gruppen zu gelten, daß sich hier die Rückenmuskulatur über die Bauchmuskulatur schiebt. Dieser Teil der Rückenmuskulatur, welcher schrägen (ventral-caudal gerichteten) Verlauf zeigt, ist deutlich an den Schädel zu verfolgen, während die in der Tiefe gelegene schräge Bauchmuskulatur (mit dem umgekehrten Verlauf) sich mit der geraden Bauchmuskulatur durch die gerade Halsmuskulatur bis ans Kiemenskelett fortsetzt. In der geraden Bauchmuskulatur kommt es zur Differenzierung eines deutlich abgegrenzten Rectus.

Dipnoer.

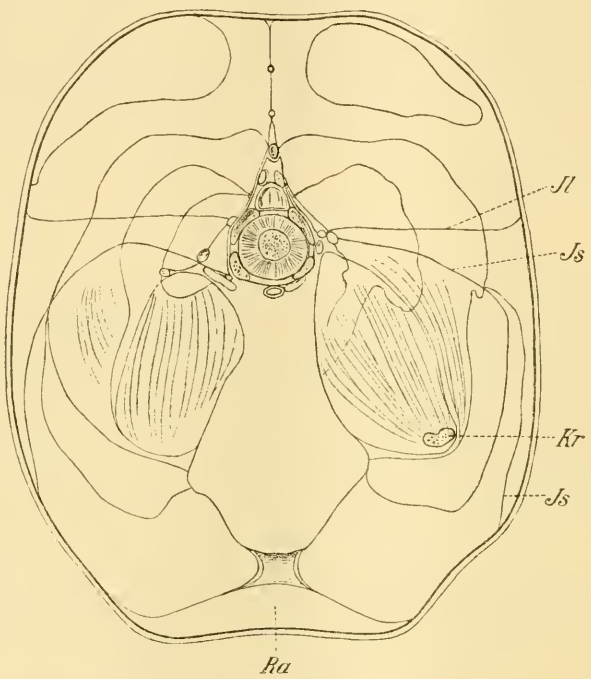
Die Angaben über diese Gruppe in der Literatur sind sehr gering. Nur bei Schneider finden wir einige Befunde. Der Rückenmuskel zerfällt durch ein Interstitium laterale in eine dorsale und eine ventrale Hälfte. Letztere teilt sich vorne wieder: der dorsale Teil geht an den Schädel, der ventrale an das Zungenbein (Hyodorsalis Schneider). Der Rectus, welcher nach Schneider in der Mitte von gleicher Breite mit dem Rückenmuskel ist und mit seinem lateralen Rand nach außen vom Rückenmuskel liegt, verschmälert sich vorne und zieht, dem Hyodorsalis aufliegend, an das Zungenbein. Auch einen Sternobranchialis und Mylohyoideus erwähnt Schneider, bemerkt jedoch, daß ihm eine genaue Untersuchung aus Materialmangel nicht möglich war. Auch in der Monographie Hyrtls über *Lepidosiren paradoxa* (1845) sind schon Angaben über die Muskulatur und Abbildungen des Mylohyoideus, Rectus und Rückenmuskels gegeben.

Wie ich schon früher erwähnte, stand mir kein Material für diese Gruppe zur Verfügung. Ich bringe deshalb die nichtpublizierten Befunde Hatscheks, welche in Querschnittsbildern (Fig. D, E, F) von Protopterus festgelegt sind.

Das Verhalten der Muskulatur ist ähnlich wie bei den Teleostiern. Die Rückenmuskulatur schiebt sich beiderseits über die innere Schichte der Bauchmuskulatur, welche nur an der Ventralseite zutage tritt. Ein Rectus ist beiderseits deutlich abgegrenzt

(Fig. D E). Gegen den Schwanz zu sehen wir die innere Bauchmuskelschichte immer mehr an Ausdehnung abnehmen (Fig. F). In der Schwanzregion ist die Bauchmuskulatur nicht mehr zu unterscheiden. Wenn wir die Verhältnisse gegen vorne zu verfolgen, so sehen wir den Rectus immer breiter werden und auch die innere Schichte mächtig entwickelt. Dieses Verhalten steigert sich noch, so daß — offenbar verursacht durch die Entwicklung der Kopfrippe — die Bauchmuskulatur bis zum Interstitium laterale hinauf

Fig. D.



Querschnitt durch die vordere Körperregion von *Protopterus annectens*.
Ra = Rectus, *Kr* = Kopfrippe. (Übrige Buchstabenbezeichnung siehe Tafelerklärung.)

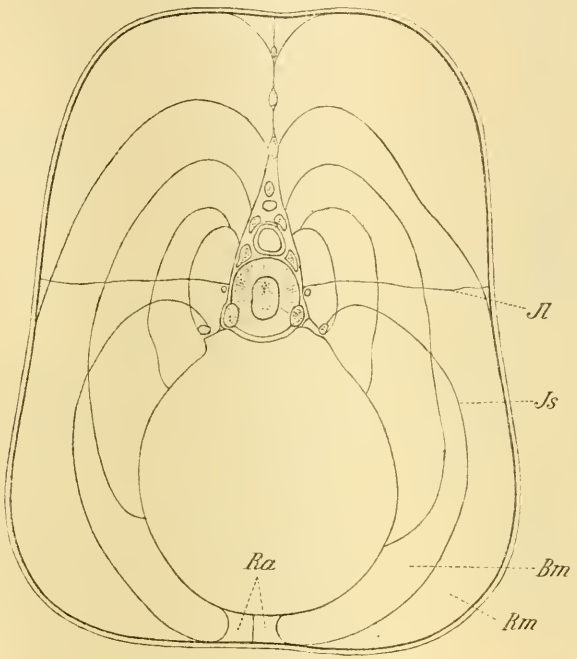
entwickelt ist (Fig. D). Noch weiter vorn setzt sich die Rückenmuskulatur am Schädel an, während die Bauchmuskulatur abwärts zieht und sich am Kiemenskelett befestigt.

Vergleichen wir diese Befunde Hatscheks mit jenen Schneiders, so sehen wir, daß Schneiders Beobachtungen im wesentlichen richtig sind, wofern man in Rücksicht zieht, daß bei Schneider alles außer Rectus Rückenmuskulatur ist. Dann ist auch die Bemerkung, daß der Rectus mit seinem lateralen Rand nach außen dem „Rückenmuskel" aufliegt, gerechtfertigt (Fig. D).

Die Bauchmuskulatur der Dipnoer zeigt also die gleichen Verhältnisse wie die der Teleostier, bis auf die mächtige Entwicklung in der vorderen Körperregion.

Wenn wir unsere Befunde zusammenfassend betrachten, so sehen wir, daß die einfachsten Verhältnisse bei den Haifischen vorliegen. Bei diesen zerfällt die Seitenrumpfmuskulatur durch mehrere (4) Interstitien in einzelne Teile. Von diesen Interstitien ist das Interstitium laterale äußerlich am deutlichsten bezeichnet, und zwar durch die Seitenlinie. Außerdem sehen wir in der Rumpf-

Fig. E.

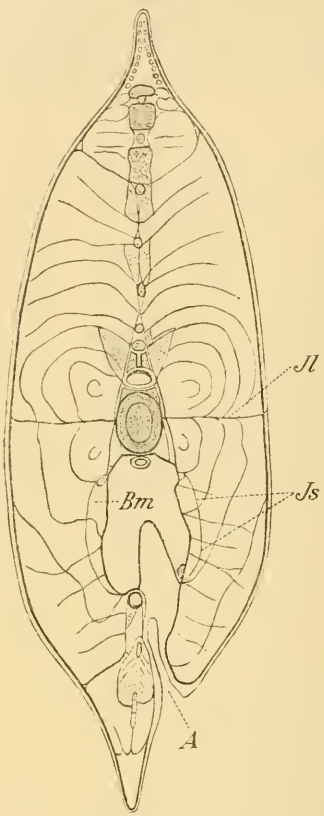


Querschnitt durch die mittlere Körperregion von *Protopterus annectens*.

region auch das Interstitium sublaterale durch eine oberflächliche Grenzlinie angedeutet. Das Interstitium laterale kann aber nicht als Grenze zwischen Rücken- und Bauchmuskulatur betrachtet werden, weil auch ein unter demselben gelegener, ventral durch das Interstitium sublaterale begrenzter Teil der Körpermuskulatur sich nach vorn an den Schädel fortsetzt. Dieser ganze Muskelkomplex, der sich am Schädel befestigt, ist Rückenmuskulatur und zerfällt durch das Interstitium laterale in einen dorso- und ventrolateralen Teil. Der übrige Teil der Körpermuskulatur — unter dem

Interstitium sublaterale — ist Bauchmuskulatur und setzt sich nach vorne durch den geraden Halsmuskel bis an das Zungenbein fort. Die Bauchmuskulatur schiebt sich lateral über die Rückenmuskulatur. Bei den Stören finden wir ähnliche Verhältnisse wie bei den Selachiern. Bei den Knochenfischen tritt uns ein anderes Verhalten entgegen, welches dadurch bewirkt wird, daß sich hier die Rückenmuskulatur über die Bauchmuskulatur schiebt. In der Schwanzregion ist keine Abgrenzung zwischen Rücken- und Bauchmuskulatur mehr wahrzunehmen. Die Dipnoer knüpfen nicht an die Verhältnisse der ursprünglichen Gruppen der Haifische und Störe an; sie zeigen vielmehr nahezu dieselben Verhältnisse wie die Teleostier. Es liegt hier, da ja keinerlei nähere Verwandtschaft zwischen Dipnoern und Teleostiern besteht, ein Parallelismus vor. Bei den Teleostiern und Dipnoern ist beiderseits ein Rectus deutlich abgegrenzt.

Fig. F.



Querschnitt durch die Afterregion von *Protopterus annectens*.
A = asymmetrisch gelegener After.

Es handelte sich bei der uns gestellten Frage in erster Linie um eine Richtigstellung des Begriffes der Bauchmuskulatur, da für die allgemeine Ansicht, die Grenze zwischen Rücken- und Bauchmuskulatur im Interstitium laterale gegeben zu sehen, kein anderer Grund vorliegt als die oberflächliche Andeutung dieser Grenze durch die Seitenlinie. Wir zogen dabei die Muskulaturverhältnisse der Amphibien für die Beurteilung derjenigen der Fische in Betracht. Bei den Amphibien können wir nämlich eine durch das Interstitium laterale in einen dorso- und ventrolateralen Teil getrennte Rückenmuskulatur beobachten, die ihre vordere Ursprungsbefestigung am Schädel hat, und eine Bauchmuskulatur, welche sich durch den geraden Halsmuskel bis an das Zungenbein fortsetzt. Die genaue Untersuchung der einzelnen Fischgruppen in dieser Hinsicht ließ uns rücksichtlich dieser zu den oben dargelegten Befunden gelangen.

Mit Rücksicht darauf, daß nur eine beschränkte Anzahl von Gruppen untersucht werden konnte und daß es für die Erkenntnis der Ableitung der Muskulaturverhältnisse der Amphibien von jenen der Fische unumgänglich notwendig wäre, umfassende embryologische Studien über die Entwicklung und Differenzierung der Muskulatur bei Fischen und Amphibien anzustellen, ist diese Arbeit nur als vorläufiger Beitrag zur Myologie der Fische anzusehen.

Literatur-Verzeichnis.

1. Cuvier und Valenciennes: „Histoire naturelle des poissons", I. Paris 1828.

2. C. Gegenbaur: „Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere", 1. Band. Leipzig 1898.

3. Alex. Goette: „Die Entwicklungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere." Leipzig 1875.

4. Humphrey: „The muscles of the smooth Dog-Fish (Mustelus laevis)." Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 1873.

5. T. H. Huxley: „Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere", deutsch von F. Ratzel. Breslau 1873.

6. F. Maurer: „Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehungen zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier" (Morphol. Jahrb. Band 18, 1892).

7. F. Maurer: „Die Entwicklung des Muskelsystems und der elektrischen Organe." (Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgegeben von O. Hertwig, III. Band, I. Teil.) Jena 1906.

8. J. F. Meckel: „System der vergleichenden Anatomie", III. Teil. Halle 1828.

9. Joh. Müller: „Vergleichende Anatomie der Myxinoiden." Berlin 1835—1845.

10. Anton Schneider: „Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere." Berlin 1879.

11. Herm. Stannius: „Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere." Berlin 1854.

12. R. Wiedersheim: „Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere." 5. Auflage. Jena 1902.

Tafelerklärung.

Die Figuren 1, 2 und D—F sind mit Genehmigung des Herrn Professor Hatschek nach dessen Zeichnungen angefertigt.

Tafel I: *Scylliorhinus canicula.*

Figur 1. Oberflächliche Ansicht der Muskulatur (Rumpfregion). *Sl* = Seitenlinie, *Gl* = Grenzlinie zwischen Rücken- und Bauchmuskulatur (oberflächliche Bezeichnung des Interstitium sublaterale), *Sch* = Schultergürtel, *Brf* = Brustflosse, *Rf* = Rückenflosse, *Bf* = Bauchflosse, *Fm* = Flossenmuskulatur.

Figur 2. Fortsetzung von Rücken- und Bauchmuskulatur nach vorne. Schultergürtel, Brustflosse, Muskulatur derselben, Visceralskelett und viscerale Muskulatur

entfernt. *S* = Schädel, *Rm* = Rückenmuskulatur, *Bm* = Bauchmuskulatur, *Ghm* = gerader Halsmuskel, *H* = Herz. Die übrigen Bezeichnungen siehe Fig. 1.

Figur 3. Querschnitt durch die Schulterregion. *Ch* = Chorda, *Nl* = Nervus lateralis, *R* = Rippen, *Jl* = Interstitium laterale, *Id* = Interstitium dorsale, *Isl* = Interstitium supralaterale, *Is* = Interstitium sublaterale, *V* = Vene.

Figur 4. Querschnitt durch die Rumpfregion. In diesem Bilde ist die Kästchenstruktur (Schneider) der Muskulatur angedeutet. Bezeichnungen wie oben.

Figur 5. Querschnitt durch die Beckenregion. *Bk* = Beckenknorpel.

Figur 6. Querschnitt zwischen Becken und After. *Bf* = Bauchflosse, *Fm* = Flossenmuskulatur, *Am* = Muskulatur des zur Begattung dienenden Anhanges der Bauchflosse.

Figur 7. Querschnitt durch den Schwanz.

Tafel II: *Acipenser naccari.*

Figur 8. Fortsetzung der Rücken- und Bauchmuskulatur nach vorne. (Halbschematisch.) Schädel und Kiemenskelett seitlich sagittal durchschnitten. *Zgb* = Zungenbeinbogen, *Kb* = Kiemenbogen, *M* = Mundhöhle.

Figur 9, 10. Querschnitte durch die Schulterregion, aus denen die Fortsetzung der Bauchmuskulatur (Fig. 10, *B*) in die gerade Halsmuskulatur (Fig. 9, *Gh*) erhellt. Übrige Bezeichnungen wie in Tafel I.

Figur 11. Querschnitt hinter der Schulterregion.

Figur 12. Querschnitt durch die Rumpfregion.

Figar 13. Querschnitt in der Gegend der Bauchflosse.

Figur 14. Querschnitt durch den Schwanz.

Tafel III: *Salmo fario* (15—19), *Trigla hirundo* (20).

Figur 15, 16. Querschnitte durch die Rumpfregion. *Ra* = Rectus abdominis, *Slm* = Seitenlinienmuskel.

Figur 17. Querschnitt hinter den Bauchflossen. *Mg* = Muscles grêles (Cuvier).

Figur 18. Querschnitt durch die Afterregion. *A* = After, *Afm* = Afterflossenmuskel.

Figur 19. Querschnitt durch den Schwanz.

Figur 20. Muskulaturverhältnisse in der Rumpfregion von Trigla hirundo. (Zwischen den hier sehr weit vorne gelegenen Bauchflossen und Aftergegend.) Bezeichnungen wie oben.

Organogenetische Untersuchungen über Criodrilus lacuum Hoffmstr.

Von

Franz Staff.

(Mit 2 Tafeln.)

Einleitung.

In der überaus wichtigen Frage der Organbildung bei den Oligochäten, die für die Phylogenie dieser Gruppe von großer Bedeutung ist, besteht seit dem Erscheinen der berühmten Anneliden-Arbeit von Hatschek (17) eine umfangreiche Literatur, die sich vorwiegend auf die Nephridienentwicklung bezieht. Das schwierige Objekt bietet bei den obigen Untersuchungen ein noch immer nicht überwundenes Hindernis, daß man zu einer glücklichen Lösung der Probleme gelangen könnte. Die großen Gegensätze, welche in den Resultaten der Untersuchungen verschiedener Forscher zutage treten, lassen es notwendig erscheinen, in diesen Widerstreit Licht zu bringen.

Die Fragen, auf die sich die vorliegende Arbeit bezieht, betreffen hauptsächlich die Entwicklung der Nephridien, außerdem (dies hängt mit der Eigentümlichkeit der Entwicklung bei den Oligochäten zusammen) muß auf die Frage der ersten Anlagen des Bauchmarks, der Längs- und Ringmuskulatur eingegangen werden. Nebenbei soll auch die Frage der Borstenentwicklung berührt werden, obwohl ich auf die ersten Anlagen derselben meine Aufmerksamkeit wenig lenkte. Über die von R. S. Bergh beschriebenen sogenannten Kopfnieren kann ich nichts Bestimmtes aussagen, denn, obwohl ich die von ihm an Totalansichten gefundenen und gezeichneten Röhren, sowohl an lebenden als auch an konservierten Embryonen beobachtete, bin ich leider zu keinen bestimmten Ergebnissen an den Schnitten gelangt.

Bevor ich zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen und Befunde übergehe, will ich ein Bild der Forschungen und Anschauungen meiner Vorgänger entwerfen, wobei ich die wichtigste, sich auf die Organogenese der Oligochäten und teilweise der Polychäten beziehende Literatur berücksichtigen will. Den Untersuchungen an Regeneraten schenke ich dabei nur wenig Aufmerksamkeit.

Im nachstehenden, historischen Teile sollen die bisherigen Untersuchungen nur in groben Umrissen geschildert, auf Spezielles soll erst im Laufe des dritten Teiles gelegentlich eingegangen werden.

I. Historischer Überblick.

Die erste histologische Untersuchung über Annelidenentwicklung stammt von Kowalewski (23). Sie kommt jedoch für uns weniger in Betracht, da es sich ihm hauptsächlich um die Keimblätterdifferenzierung handelte, eine Frage, über die damals, zur Zeit des Werdens der Keimblättertheorie, am eifrigsten diskutiert wurde. Organogenetische Befunde sind in dieser Arbeit weniger berücksichtigt worden und die Schilderung der Nephridienentwicklung ist sogar sehr dürftig. Es sollen nach Kowalewski die Segmentalorgane durch Faltung der Dissepimente entstehen und erst später mit der Haut in Verbindung treten. Er nimmt also eine intraperitoneale Entstehung derselben an.

Die späteren Untersuchungen führten hinsichtlich der Nephridienentwicklung zu Gegensätzen, die ich als zwei sich widerstrebende Ansichten auffasse:

Die eine Ansicht, von Hatschek, Wilson, E. Mayer und Vejdovský (in späteren Arbeiten) vertreten, nimmt:

1. eine retroperitoneale Anlage des Schleifenkanals,

2. eine kontinuierliche Verbindung der jungen Nephridienanlagen in einem Strang (mit Ausnahme von Meyer) an.

Unter diesen Forschern bestehen noch Differenzen, auf die ich bei der speziellen Besprechung eingehen will.

Die andere Ansicht, von R. S. Bergh aufgestellt und vertreten, leitet das ganze Nephridium samt dem Trichter von einer, im Coelom an der Grenze von Septum und Hautmuskelplatte gelegenen Zelle ab („Trichterzelle" Hatschecks und Berghs, später von letzterem „Nephridioblast" genannt).

Die erste Arbeit, die streng Organogenetisches brachte, war die oben erwähnte Annelidenarbeit von Hatschek (17). Den ganzen Mesodermstreifen samt allen Organen, wie Segmentalorgane, Muskulatur und Borsten, leitet Hatschek ausschließlich von

zwei hintengelegenen Zellen („Urmesodermzellen") ab. „Die Segmentalorgane entwickeln sich" bei Criodrilus nach HATSCHEK „aus Zellgruppen der Hautmuskelplatte, welche unmittelbar unter dem Ektoderm liegen, und von der Leibeshöhle durch endothelartige Zellen der Hautmuskelplatte getrennt sind. Die Mesodermverdickungen, welchen die Segmentalorgane ihren Ursprung verdanken . ." „ . . . . . lassen sich als kontinuierliches Gebilde durch eine Reihe von Segmenten verfolgen." Diese kontinuierliche strangförmige Verdickung des somatischen Blattes, welche seitwärts von den ersten Muskelfibrillen längs des ganzen Körpers verläuft, sondert sich später nach HATSCHEK segmentweise in schleifenförmige Anlagen der Nephridien. Der Trichter und der Schleifenkanal sind getrennten Ursprungs; der erstere entwickelt sich aus einer auffällig großen Zelle der vorderen Dissepimentwand (HATSCHEKS „Trichterzelle"). Erst sekundär wächst der Schleifenkanal in der Leibeshöhle hinein, wobei er den peritonealen Überzug bekommt. Da der ganze mittlere Teil des Nephridiums sich unter 90° in die Leibeshöhle biegt und auszieht, bewahren beim erwachsenen Tier nur der Anfangskanal und die Endblase den ursprünglichen, longitudinalen Charakter, indem sie in einer zur Längsachse des Körpers parallelen Linie liegen bleiben.

Ein neues Licht warf auf die Frage der Nephridienentwicklung die Arbeit über Lumbricus von WILSON (47, 48), der außer den bis dahin bekannten zwei großen Urmesodermzellen eine Achtzahl von „Teloblasten" (vier jederseits) entdeckt hat. Die Teloblasten, die er vom Ektoderm herleitet, liegen am hintersten Ende des Embryo (jedenfalls vor den großen Urmesodermzellen) zwischen Ektoderm und Mesodermstreifen und setzen sich durch exzentrische Knospung nach vorne in vier Zellreihen, die im Ektoderm eingebettet liegen, fort. WILSON glaubt nachgewiesen zu haben, daß die „Teloblasten" und die jungen Zellreihen ganz oberflächlich liegen, gar nicht vom Körperepithel bedeckt. Das innere Reihenpaar ist die Anlage des Bauchmarks („Neuralreihe", aus dem „Neuroblast" hervorgegangen). Aus den zwei weiteren (zweiten und dritten) Reihen läßt WILSON die Nephridien entstehen („Nephridiostichs" mit „Nephridioblasten"). Der äußeren Reihe beiderseits, über deren Bedeutung WILSON zu keinem Schlusse gekommen ist, gibt er den indifferenten Namen „Lateralreihe".

Wir sehen, daß WILSON, ebenso wie HATSCHEK die Nephridien retroperitoneal entstehen läßt, und zwar wieder nur allein den Schleifenkanal, wobei er den Trichter aus dem „Mesoblast" ab-

leitet. Der Trichter bildet sich aus einer großen Zelle der vorderen Dissepimentwand. Der Schleifenkanal entsteht durch Zerfall der Nephridiostiche in kleinere Zellstränge, die segmentweise in die Leibeshöhle einwachsen. Der wesentliche Unterschied zwischen der Wilsonschen und Hatschekschen Auffassung in bezug auf die Herkunft des Nephridialgewebes liegt darin, daß Hatschek das ganze retroperitoneale Gewebe, den kontinuierlichen Strang, der später die Nephridien liefert, als eine Verdickung des somatischen Blattes auffaßt; nach Wilson dagegen stammt dasselbe in Form zweier Zellstränge von besonderen, hinten gelegenen Polzellen. Auf das Schicksal der anderen Wilsonschen Zellreihen, die Hatschek bei Criodrilus nicht fand, komme ich noch im Weiteren zu sprechen.

Vejdovský, der in seinem ersten Hauptwerke (System und Morphologie der Oligochäten [41]) und in den ersten zwei Lieferungen seiner „Entwicklungsgeschichtlichen Studien" die unten zu besprechende Ansicht R. S. Berghs über die Nephridienentwicklung teilte, beschreibt in der dritten Lieferung des letztgenannten Werkes (45) und in den späteren Arbeiten bei Lumbriciden Verhältnisse, die im wesentlichen mit der Wilsonschen Entdeckung übereinstimmen. Das Vorhandensein der vier Zellreihen Wilsons bestätigt er vollkommen; es erweist sich jedoch ein Unterschied in der Deutung der einzelnen Reihen. Und zwar nimmt Vejdovský, die erste Reihe mit Wilson als Neuralreihe an, hingegen betrachtet er als Anlagen der Nephridien nur die zweite Reihe, der er ausschließlich den Namen „Nephridiostich" verleiht. Seine diesbezüglichen Anschauungen zusammenfassend (45) schreibt er: „Eine Zelle des Nephridiostichs vergrößert sich und stellt die von Bergh als „Trichterzelle" bezeichnete allerjüngste Anlage vor. Diese dringt in das sich bildende Segment ein, teilt sich der Reihe nach, ohne an ihrer Größe abzunehmen, und dringt schließlich auf die vordere Fläche des Dissepiments durch, wo sie die Anlage des Trichters bildet." Das ganze Nephridium samt dem Trichter ist also nach Vejdovský retroperitoneal angelegt.

Bevor noch Vejdovský die Wilsonschen Zellreihen der Lumbriciden bekannt waren, schrieb er bei Gelegenheit der Rhynchelmisentwicklung (44), daß das Mesoderm durch eigenartige Wucherungen zur Stärkung des Ektoderms beiträgt. In seiner letzten Rhynchelmisarbeit (46) vermutet er, daß die Wucherungen mit den „Zellreihen" identisch seien, deren Vorhandensein bei den Lumbriciden schon mehrseits und wiederholt bestätigt wurde. Was

die Nephridienentwicklung bei Rhynchelmis betrifft, bedarf es nach Vejdovský einer neuen Untersuchung, um die Beziehung derselben zu den Zellreihen zu prüfen.

Allen diesen bis jetzt besprochenen Ansichten steht die von Bergh (7, 8, 9, 10) gegenüber. Der Gegensatz erscheint um so schroffer, weil seine Behauptung sich auf die Befunde bei denselben Arten stützt, welche von den obenerwähnten Forschern zur Untersuchung benützt wurden. Es liegt uns also zweifellos ein Untersuchungsfehler vor, der von der einen oder anderen Seite begangen wurde.

Die chronologisch der Hatschekschen Arbeit über Criodrilus (17) nächstfolgende Arbeit Berghs ebenfalls über Criodrilus (7) bringt Tatsachen vor, die mit der Hatschekschen Auffassung im direkten Widerspruche stehen. Da wir uns im weiteren noch ausführlich mit dieser Arbeit befassen müssen, beschränke ich mich vorläufig auf die kurze Zusammenfassung, die vom Autor formuliert wurde: „Segmentalorgane bei Criodrilus entstehen ganz und gar in der Hautmuskelplatte und die Anlage eines Segmentalorganes, wenn auch noch so jung, hat zu den entsprechenden Anlagen der vorhergehenden Segmente keine Beziehung, steht mit ihnen in keinem Zusammenhange. Trichter-, Schlingen- und Endabschnitt jedes Segmentalorgans differenzieren sich aus einer vom Anfang an gemeinsamen, einheitlichen Anlage heraus. Der Trichter bildet sich jedenfalls hauptsächlich aus einem zelligen Material, das durch die Teilungen der Trichterzelle entsteht.“ Diese Trichterzelle entspricht der von Hatschek an derselben Stelle gefundenen Dissepimentzelle. Über die Bildung des Peritonealüberzuges kann Bergh nichts vollständiges mitteilen. „Der Peritonealüberzug scheint zunächst in Form einzelner zerstreuten Zellen aufzutreten, die erst später zu einem zusammenhängenden Häutchen sich verbinden.“

Gegen die Wilsonsche Angabe über die vier Zellreihen verwahrt sich Bergh aufs schärfste; nachdem die späteren Untersuchungen von Wilson (48) die früheren Befunde aufs neue bestätigten, erschien eine neue Untersuchung Berghs über Lumbriciden. In dieser Arbeit (9) bestätigt er das Vorhandensein dieser Gebilde, fügt der Wilsonschen Entdeckung sogar eine schöne Tatsache über die erste Entstehung einzelner Streifen hinzu. Aber in Hinsicht auf die Entwicklung der Nephridien äußert er sich auch hier wie früher. Die drei äußeren Zellreihen haben nach ihm mit den Nephridien nichts zu tun und sind Anlagen der Ringmuskulatur. (Er benennt sie das „äußere Myoblast“ im Gegensatze zu dem „inneren“ = Mesodermstreifen.)

Die Arbeit über Criodrilus, die in einem äußerst scharfen polemischen Ton gehalten ist, hat dank der kategorischen und apodiktischen Fassung einen solchen Einfluß geübt, daß man, ohne die Hatschekschen Befunde zu berücksichtigen, dem Criodrilus eine Sonderstellung in der Entwicklung unter den Oligochäten verliehen hat.

Sollen die Berghschen Ansichten mit denen anderer Autoren verglichen werden, dann heißt es: Die Segmentalorgane sind intraperitoneal angelegt, der Schleifenkanal samt dem Trichter entsteht aus einer Zelle, Beziehungen der fertigen Nephridien zu dem Ektoderm sind sekundär.

Vejdovský, der anfangs dieser Ansicht zustimmte, hat später, wie ich schon oben auseinandergesetzt habe, für Lumbriciden die Auffassung Wilsons angenommen. Nur für Rhynchelmis wurde das nicht sichergestellt. Eine einheitliche, intraperitoneale Anlage der Nephridien wurde für diesen Oligochäten von Bergh und Vejdovský angenommen. Die Zweifel Vejdovskýs über Rhynchelmisentwicklung habe ich schon oben erwähnt. Neuerdings hat Bergh (10) bei Rhynchelmis getrennte Entstehung des Trichters und des Schleifenkanals beschrieben, indem die Oberlippe des Trichters nicht aus der „Trichterzelle", sondern aus einer Peritoneumzelle entstehen soll. In derselben Arbeit äußert Bergh seinen Zweifel über das bis jetzt angenommene Schicksal der Trichterzelle bei Criodrilus und Lumbriciden.

Es erübrigt uns noch, die Angaben über Nephridienentwicklung bei den Polychäten und Hirudineen zu erwähnen.

Meyer (26) hat in seinem großen Werke über das Mesoderm der Anneliden noch im Jahre 1887 bei Psygmobranchus und bei Polymnia nebulosa die Entwicklung der Nephridien aus retroperitonealen Geweben und getrennte Anlagen des Trichters und des Schleifenkanals beschrieben. Das ganze Mesoderm hält er für ein genetisch nicht einheitliches Gebilde, indem ein Teil desselben vom Ektoderm stammt, und diese Tatsache führt ihn zur Annahme eines „primären" Mesoderms (ektodermalen Ursprungs) und eines den Urmesodermzellen entspringenden „sekundären Mesoderms". Der Trichter ist von einer vorderen Mesodermverdickung des Dissepimentes abzuleiten, der Schleifenkanal entsteht aus einer einzigen retroperitonealen Zelle, die anfangs getrennt vom Trichter ist und erst sekundär mit ihm als Schleife in Verbindung tritt. — „Die Nephridialschläuche entstammen" nach Meyer einem retroperitonealen Gewebe und sind von den peritonealen Trichtern ontogenetisch ver-

schieden. Die Trichter gehen hervor aus faltenartigen Erhebungen des Peritoneums, welche sich gegen die gesonderte Anlage des Nephridialschlauches hin nach hinten ausstülpen, mit den letzteren in Verbindung treten und sich mit einem inneren Wimperbesatz bekleiden.

Whitman (50, 51, 52) war der erste, der durch seine Arbeiten über Clepsine die Aufmerksamkeit der Forscher darauf lenkte, ob auch nicht außerhalb der Hirudineengruppe die mesodermalen Gebilde von mehreren Polzellen geliefert werden. Seine Befunde für Clepsine sind mit den späteren Wilsons (47, 48) über Lumbricus fast identisch.

Es sei noch auf die Befunde Hatscheks bei anderen Chaetopoden hingewiesen. Abgesehen von den Verhältnissen, die er bei Polygordius fand, wo die definitiven Nephridien aus den larvalen Kopfnieren durch deren Zerfall entstehen, muß die Aufmerksamkeit auf seine Echiurus- (18) und Sipunculus- (54) Arbeiten, die für die Stellung der Gephyrea im System von grundlegender Bedeutung sind, gelenkt werden.

Zuerst kommt für uns die Echiurusarbeit in Betracht. Der Ursprung der sogenannten terminalen Nieren („Analblasen") war durch Ausstülpung vom Enddarm abgeleitet worden. Erst Hatschek hat nachgewiesen, daß die Homologie derselben mit den Segmentalorganen anderer Anneliden keinem Zweifel unterliege. „Der Enddarm ist nämlich durch die geräumige Leibeshöhle von der Hautmuskelplatte, in welcher die Anlagen der „Analblasen" liegen, entfernt." Die retroperitoneale Lage verlieren die „Analblasen" durch allmähliches Vorrücken in die Leibeshöhle, wobei sie sich in ähnlicher Weise, wie es nach Hatschek auch bei Criodrilus der Fall ist, mit endothelartigem Peritonealüberzug umkleiden.

Bei Sipunculus ist nach Hatschek die Entstehung der Nephridien aus retroperitoneal liegenden besonderen Anlagen, den sogenannten „gelben Zellen", deutlicher als bei Echiurus ausgeprägt.

Nachdem der historische Überblick erschöpft ist, will ich die sich hier aufdrängenden Fragen zusammenfassen:

1. Gibt es beim Criodrilusembryo außer dem Mesodermstreifen kein anderes embryonales Gewebe, das zwischen dem letzteren und dem Ektoderm liegt?

2. Entwickelt sich bei Criodrilus das ganze Nephridium samt dem Trichter aus einer einheitlichen oder aus gesonderten Anlagen?

3. Was entwickelt sich aus der Trichterzelle?

4. Entstehen die Nephridialschläuche intra- oder retroperitoneal und wie kommt der peritoneale Überzug zustande?

Das sind die Fragen, die wir beantworten wollen, und nach Präzisierung der Grenzen meiner Arbeit schreite ich nun zur Schilderung meiner eigenen Untersuchungen und Beobachtungen, denen ich das Kapitel über Material und Methoden, die ich angewandt habe, vorausschicke.

II. Material und Methoden.

Das beschränkte Verbreitungsgebiet von Criodrilus war eine der Ursachen, daß dieser Wurm seit der Berghschen Arbeit nicht mehr von den sich mit diesen Fragen beschäftigenden Forschern, neuen Untersuchungen unterzogen werden konnte. Es waren bis 1907 nur vier Orte bekannt, in denen man ihn gefunden hat: Donau bei Linz, Donauauen bei Budapest, Tegelsee bei Berlin und der See Genezaret. Im Jahre 1907 gelang es meinem Kollegen Herrn cand. phil. Josef Hönig, Criodrilus bei Wien im alten Donaubett aufzufinden, wo er auch schon früher von anderen Zoologen gesehen worden sein soll.

Ich verdanke es meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Hatschek, daß ich nach seiner Schilderung die Laichplätze von Criodrilus auffinden konnte. Ich fand die Kokons in der von ihm geschilderten Weise um Grashalme gewunden und ich exploitierte in den Monaten Mai und Juni 1908 zahlreiche Laichplätze im „Kaiserwasser" am Überschwemmungsgebiet der Donau bei den sogenannten „Kaisermühlen" in Wien.

Die schon von Hatschek und Vejdovský genügend beschriebenen, wurstförmigen Kokons habe ich an einem Ende angeschnitten und den Inhalt mittels einer Pinzette ausgepreßt. Die im Eiweiß der Kokons eingebetteten Embryonen habe ich nach Entwicklungsstadien geordnet und fixiert.

Bei der Untersuchung des Eiweißes hat es sich erwiesen, daß dasselbe eine Unmenge von Spermatozoen enthält. Eine ähnliche Beobachtung finde ich auch in Kowalewskis Arbeit über Euaxes erwähnt (23).

Zur Fixierung verwendete ich vorwiegend Sublimatlösung mit einem 3% Zusatz von Eisessig, und diese Fixierung hat sich als ausgezeichnet erwiesen. Die Flemmingsche Chrom-Osmium-Essigsäure ist wenig geeignet, aber nur aus dem Grunde, weil sie dann nicht entfernt werden kann, da eine gute Durchwässerung infolge der Kleinheit der Objekte schwer durchzuführen ist. Dadurch bleibt die Osmiumsäure im Objekt und führt im Resultat den Zer-

fall der Gewebe mit sich. Nach den Fragmenten zu schließen, die ich untersuchte, scheint sie sonst sehr gut zu wirken.

Beim Fixieren mußte ich darauf achten, daß die tötende Flüssigkeit das Tier in einer wohlgestreckten Lage trifft, und deswegen mußte jeder Embryo einzeln behandelt werden.

Auf diese Weise bekam ich genügendes Material, das ich dann zu Flächenpräparaten, Querschnitt- und sagittalen Längsschnittserien verwendete. Das fixierte Material wurde in 75%igen Alkohol aufbewahrt.

Vor weiterem Behandeln der Embryonen mußte das verschluckte Eiweiß, das den ganzen Darm erfüllte, entfernt werden. In dieser Hinsicht mußte ich auch das Sublimatmaterial dem Flemmingschen vorziehen. Die Sublimatlösung wirkte nämlich auf das Eiweiß schrumpfend, so daß der ganze Embryokörper samt Entoderm sich von demselben in einer sehr günstigen Weise abgehoben hat. Dagegen erschien das Eiweiß beim Flemmingschen Material (wahrscheinlich wegen der Durchwässerung) aufgequollen, so daß der Embryo immer an mehreren Stellen aufgesprungen war.

Die Präparation des Eiweißes habe ich unter dem Zeißschen Binokularmikroskop, das mir bei dieser Arbeit überhaupt sehr weitgehende Dienste geleistet hat, unternommen. Mittelst zweier feinen Lanzettnadeln habe ich den Embryo am Rücken aufgeschnitten, und nach der Loslösung einer Verbindung des Eiweißes, wahrscheinlich mit dem Inhalte des Pharynx bzw. der Mundhöhle, die Eiweißkugel herausgeholt. Nach einiger Übung gelang es mir schon bei Ausführung wiederholten leichten Druckes mit den Nadeln den Embryo ohne jedwede Beschädigung oder Verletzung vom Eiweiß zu befreien und auf diese Weise zur weiteren Behandlung geeignet zu machen.

Später habe ich die Embryonen in Pikrokarmin oder Boraxkarmin vorgefärbt.

Zur Anfertigung der Flächenpräparate habe ich die Entodermzellenschichte des Darmes entfernen müssen, und dies geschah in der Weise, daß ich, mit der einen Nadel den Embryo, ohne ihn mit der Nadelspitze zu berühren, hielt und mit der anderen die letzten Reste des Entoderms entfernte. Damit war die Präparation zu Ende und nach Durchführen durch Alkohole, Xylol und nach Einschließen im Damarlack war auch das Flächenpräparat fertig.

Für die Schnittserien habe ich das Entoderm nicht entfernt. Für Querschnitte und sagittale Längsschnittserien habe ich die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinfärbung verwendet. Diese war deshalb

vorteilhafter als jede andere, da sie mir, außer der intensiven Nucleolus-, Chromosomen-, Spindel- und Zentralkörperchenfärbung, auch die kleinen Granulationsnüancen des Plasmas wiedergab. Vor allem aber zog ich die Färbung vor, da sie eine deutliche Tinktion sogar der feinsten Muskelfibrillen bewirkte, eine Tatsache, die sich bei der Orientierung sowohl auf Querschnitten, als auch auf Längsschnitten von großem Werte erwies.

Bei der Nephridienuntersuchung bediente ich mich einer Methode, die mich zu ganz unzweideutigen Befunden führte: nämlich der Rekonstruktionsmethode. Da ich Embryonen untersuchte, deren Länge mit 0·5 *mm* begann, war es äußerst schwer, bei großer Zahl von kleinen, aufeinanderfolgenden und ähnlichen Segmenten mit voller Sicherheit an den Längsschnitten zu entscheiden, welches Segment dem am vorhergehenden Schnitte untersuchten entspricht. Zu diesem Zwecke habe ich jeden Schnitt aus einer vollständigen Serie mit Zeißschem Zeichenapparat (Obj. E. Oc. 4) gezeichnet und nachher diese großen Bilder aufeinandergelegt. Auf diese Weise gelang es mir, nicht nur die gewünschten Segmente aufzufinden, ich konnte sogar die Fortsetzung der angeschnittenen Zellen auf anderen Schnitten verfolgen.

Außer dieser Methode habe ich eine andere angewandt. Ein mit Zeichenapparat abgebildetes Flächenpräparat habe ich nachträglich eingebettet, geschnitten und verfuhr dann wie bei der oben erwähnten Methode.

III. Eigene Beobachtungen.

a) Polzellen und Zellreihen.

Die mesodermalen Gebilde des Annelidenkörpers entwickeln sich aus eigenartigen Zellwucherungen, die von zwei besonders großen und auffallenden Mutterzellen („Urmesodermzellen" oder „Polzellen" genannt) ihren Ursprung nehmen. Über die Abstammung der Urmesodermzellen gehen heute noch die Anschauungen der Forscher stark auseinander und es steht noch nicht fest, ob sie entodermalen oder ektodermalen Ursprungs sind. Die ursprüngliche Lage der Urmesodermzellen an der Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm am Urmundpole verdunkelt so die ganze Frage, daß sie nicht zu entscheiden ist.

Uns beschäftigt nun hauptsächlich die Frage der Organentwicklung aus dem bereits vorhandenen embryonalen Material.

Die Urmesodermzellen sind Bildner zweier Zellstreifen, die nach vorne wachsen. Der einfache Zellstrang, der durch eine deutlich

exzentrische Knospung von diesen ungemein großen Zellen ausgeht, ist noch nach sehr langer Zeit hinten einreihig zu finden. Noch in späten Stadien, in welchen die ersten Segmente schon ein vollkommen entwickeltes Nephridium aufweisen, und so lange der Embryo noch die durch Eiweiß aufgeblähte ovale Gestalt behält, kann man eine einreihige Zellanordnung sehen, die von den immer gleich groß gebliebenen Urmesodermzellen auslaufen. An den älteren, bereits wurmartig ausgezogenen Embryonen verwischt sich diese Deutlichkeit; der Übergang der Deszendenten zu mehrreihigen Platten und gehöhlten Segmenten ist viel unvermittelter.

Ganz hinten erscheint der erste primitive Zellstreifen samt der Urmesodermzelle nach der Seite gebogen. Nach 20—25 Zellen biegt er auf einmal unter mehr oder weniger rechtem Winkel um, wird bedeutend breiter, mehrreihig und verläuft von da an ganz gerade nach vorne (Fig. 1).

Die beiden aus den Urmesodermzellen hervorgegangenen ventralen Zellstreifen formen sich nach vorne hin in breite Zellplatten und nehmen an Dicke zu. Ihr alter Name „Keimstreifen" wurde mit Recht von Hatschek verworfen (17) und sie werden jetzt allgemein als „Mesodermstreifen" bezeichnet.

Die Richtung, in der die Mesodermstreifen verlaufen, ist bei ganz jungen, kugeligen, bis 1 *mm* langen Stadien stark nach hinten divergierend, in älteren Stadien nähern sich die Mesodermstreifen einander, so daß sie später parallel nebeneinander zu liegen kommen. Sie erfahren mit der fortschreitenden Differenzierung eine Abflachung und bilden durch Auseinandertreten der Zellen einen Spaltraum, das für die Zygoneura charakteristische Schizocoel (Fig. 2). Die Bildung der Coelomhöhlen findet segmentweise von vorne nach hinten statt und ist die erste Andeutung der bei den Anneliden so prägnant hervortretenden Metamerisation.

Da der Embryo immerfort nach hinten wächst und die Segmente in der Richtung von vorne nach hinten sich differenzieren, kann man an gewissen sagittalen Längsschnitten und an Flächenpräparaten alle Stadien der Organdifferenzierung finden. Am geeignetsten zu diesem Zwecke ist ein Stadium, in dem das erste Segment den Trichter bereits entwickelt hat. Der Embryo ist dieserzeit länglich oval, von ungefähr 1·2—1·36 *mm* Länge, die Zahl der Coelomhöhlen schwankt zwischen 35—40 und die beiden Mesodermstreifen liegen nebeneinander. Für Längsschnittuntersuchungen bietet dieses Stadium noch den Vorteil, daß die beiden Bauchmarkanlagen und die Trichteranlagen parallel zueinander liegen, so daß die

Einstellung des Paraffinblockes nach dem Verlauf des Bauchmarkes genau dieselbe Orientierung für beide Körperhälften gibt.

Die jüngsten Deszendenten der Urmesodermzellen weichen stark in Gestalt und Größe von ihrer Mutterzelle ab; während nämlich die Urmesodermzellen kreisförmig begrenzt erscheinen, von außerordentlicher Größe und mit auffallend großem Nucleus und intensiv färbbarem Nucleolus versehen sind, sind ihre Sprößlinge vier- bis fünfmal kleiner und von zusammengedrückter Gestalt. Ihre Form ist viereckig und sie sind zweimal breiter als lang.

Schon bei der ersten Segmenthöhlenbildung, wenn das Lumen der Coelomsäcke noch ganz klein ist, fällt eine große Zelle auf, deren Lage, Beschaffenheit und großer Nucleus darauf hinweisen, daß wir es mit demselben Gebilde zu tun haben, das schon von allen Autoren beobachtet und beschrieben worden ist. Es sind die Hatschekschen und Berghschen „Trichterzellen", die auch Vejdovský erwähnt und abbildet, und aus denen Wilson die Nephridientrichter entstehen läßt. Die Segmenthöhlen bekommen sehr früh eine regelmäßige Gestalt, an der man einzelne Wände erkennt: Das somatische und splanchnische Blatt (Darmfaser- und Hautmuskelblatt autorum) sind hier schon zu unterscheiden, und ebenso die die einzelnen Segmenthöhlen voneinander trennenden Dissepimente. An deren vorderer Wand, dort, wo letztere an das somatische Blatt anstößt, liegen die schon erwähnten Trichterzellen, lateralwärts von den unten zu besprechenden „primitiven Muskelfasern".

Nachdem wir schon im allgemeinen über die Differenzierung des Mesodermstreifens bis zum Auftreten der Coelomspalten orientiert sind, können wir der ersten unserer Fragen näher treten:

1. Gibt es beim Criodrilusembryo außer dem Mesodermstreifen kein anderes embryonales Gewebe, das zwischen dem letzteren und dem Ektoderm liegt?

An der Stelle, wo der primitive, einfache Zellstrang des Mesodermstreifens umbiegt, und wo auch die Zellen von dem einreihigen Strang in eine breite Platte übergehen, erscheint das Bild bei einer Flächenansicht dunkler. Man sieht, daß dem Mesodermstreifen grade an seiner ersten Umbiegungsstelle, und da wo die Färbung dunkler wird, vier Zellen aufliegen, deren Gestalt sich offenbar von der anderer Zellen unterscheidet. Ihr Umfang ist nur unbedeutend kleiner als der der Urmesodermzellen. Sie sind kreisförmig begrenzt und ihre Nucleoli sind intensiv gefärbt. Diese Zellen fallen auf den ersten Blick nicht auf, man sieht sie beim Wechsel der Einstellung und beim Wechsel der Beleuchtungs-

intensität; doch erkennt man genau, daß sie zwischen der Ektodermschichte und dem Mesodermstreifen liegen (Fig. 1).

Der dunklere Ton der Färbung läßt sich nach vorne hin bis zur Segmenthöhlenbildung verfolgen. Es ist ersichtlich, daß nach vorne ein Zellager von diesen Zellen geliefert wurde, eine Zellplatte, die sich zwischen die Epidermis und den Mesodermstreifen einschiebt.

An einem älteren Stadium, wo die beiden Mesodermstreifen schon nebeneinander liegen, ist das Zellager viel deutlicher ausgeprägt. Die „Zwischenplatte" (wie ich das Gebilde vorläufig nenne) ist genau sichtbar, ihre Zellen sind wahrscheinlich viel höher geworden, denn es treten dort, wo der Mesodermstreifen unter ihr herausragt (d. i. an den Rändern und hinten) die Konturen der Platte klar hervor. Hinten sind die oben erwähnten vier großen Zellen nicht mehr zu finden; sie haben sich schon gänzlich in ihre Deszendenten aufgelöst. Eine Sonderung dieser Platte in getrennte Zellreihen konnte ich an dieser Stelle nicht bemerken.

Dagegen mehr nach vorne über den jüngsten Segmenthöhlen löst sich die „Zwischenplatte" in longitudinale Zellreihen auf.

Der Schilderung weiterer Vorgänge will ich jedoch noch deutlichkeitshalber ein Bild der Organtopographie eines Mesodermstreifens vorausschicken. Eine vollendete Darstellung bietet die Hatschekssche Criodrilus-Arbeit (l. c.). Seine Flächenbilder (Taf. III, Fig. 17 und 16) sind so vollständig, daß ich eine topographische Abbildung nicht mehr zu geben brauche und bei der Schilderung auf dieselben verweise.

Von der Fläche gesehen stellt sich ein länglich ovales Stadium folgendermaßen dar: Die ventrale Medianlinie des Körpers nehmen die beiden Anlagen des Bauchnervenstranges ein. Seitwärts von ihnen verlaufen die ersten Längsmuskelfibrillen, die vorne ein dichteres Bündel bilden und nach hinten an Zahl abnehmen, bis sie am Hinterende in einer Faser enden. Diese Muskelfibrillen, die am frühesten angelegt sind, stellen uns, wie ich später nachweisen werde, die erste Anlage des akzessorischen Bauchmuskelfeldes dar. Wir wollen sie von nun an mit dem schon von Bergh und Vejdovský gebrauchten Namen „primitive Muskelfasern" benennen, um sie im weiteren von der anderen scharf zu unterscheiden. Für die Orientierung in Flächenpräparaten und Schnitten sind die „primitiven Muskelfasern" von großer Bedeutung, denn die jüngsten Nephridienanlagen liegen ihnen seitwärts dicht an. Da die Trichteranlagen in einer Linie mit den inneren Borsten und Mündungen der Schleifenkanäle liegen, sind die erwähnten Fibrillen auch für die Aufsuchung

aller dieser Gebilde ein sicherer Wegweiser. Noch mehr nach der Seite findet man vorne in älteren Segmenten die in die Leibeshöhle eingestülpten und um 90° abgebogenen langen Schleifenkanäle. Das ganze Bild wird beiderseits durch die Reihen der äußeren Borsten abgeschlossen.

Die Zellreihen, in die sich die „Zwischenplatten" nach vorne aufteilen, sind bei der Flächenansicht, die wir zur Erläuterung der Topographie des Mesodermstreifens herangezogen haben, kaum zu sehen, weshalb wir für die Schilderung der weiteren Vorgänge zu Schnitten greifen.

Sehr lehrreich ist für diese Zwecke die Untersuchung der Querschnitte durch dieses Stadium, wo man mit voller Sicherheit durch eine lange Reihe von Schnitten diese vier Zellreihen regelmäßig auftreten sieht (Taf. I, Fig. 2).

Ein sagittaler Längsschnitt, an dem wir alle Entwicklungsstadien der Nephridien auffinden können, zeigt uns ein Hinterende mit Urmesodermzelle und dem an ihr sprossenden Zellstrang. Am Schnitt erscheint die Urmesodermzelle ebenfalls von bedeutender Größe, so daß man sie sofort erkennt und von den anderen Zellen unterscheidet. Sie liegt der Epidermis unmittelbar an und weist alle schon bei der Flächenansicht an ihr beobachteten Eigenschaften auf. Die Tatsache, daß die Zelle in der Flächenansicht sowie auf Schnitten den fast gleichen Durchmesser zeigt, deutet darauf hin, daß sie etwa die Form einer Kugel oder eines Ellipsoids besitzt (Fig. 3). Die ersten ihrer Deszendenten liegen, wie man aus den Schnittfolgen deutlich ersieht, ebenfalls unmittelbar unter der Epidermis. (In der Fig. 3 sieht man letzteres nicht, da der allererste Zellstreifen, wie gesagt, seitwärts abgebogen ist.) Weiter nach vorne sind sie von der Epidermis durch eine Schichte hoher Zellen getrennt. Es sind jene Zellen der „Zwischenplatte", die wir so deutlich bei der Flächenansicht und an Querschnitten sahen. Die Beschaffenheit der Zellen dieser Schichte weicht nur unbedeutend von denen des Mesodermstreifens ab. Außer einer helleren Farbennüance, die von einer schwächeren Plasmagranulation herrührt, ist kein anderer Unterschied zu finden.

Die Begrenzung der „Zwischenplatte" gegen die beiden angrenzenden Gebilde (die Epidermis und den noch soliden Mesodermstreifen) ist verschieden. Während nämlich die Grenze der Zellen gegen den Mesodermstreifen scharf geradlinig ist, verhalten sich die Zwischenplatte und die Epidermis zueinander wie Positiv und Negativ eines Reliefs.

Am hintersten Ende der „Zwischenplatte“ konnte ich die vier großen Zellen, die ich am Flächenpräparat (Fig. 1) beobachtete, nicht von anderen unterscheiden. Es ist höchst wahrscheinlich, daß sie durch ihre Lage zwischen zwei Zellschichten (Epidermis und Mesodermstreifen) an Dicke eingebüßt haben und nur an Flächenpräparaten deutlich zu sehen sind. Dies ist auch wahrscheinlich der Grund, weshalb ich über ihre Herkunft nicht ins Klare kommen konnte.

Schritt für Schritt mit der Ausbildung der Segmenthöhlen erfährt die „Zwischenplatte“ eine Änderung. Während sie bisher nur als eine Platte deutlich hervortrat, sondert sie sich nun in vier longitudinale Stränge, die sich immer mehr voneinander entfernen und nach vorne hin leicht divergieren. Die Ermittelung, wie weit sie nach hinten selbständig bleiben, ist mir nicht gelungen, da durch das äußerste Hinterende des Embryos sich schwer ein genauer Querschnitt führen läßt. Das Hinterende ist nämlich sehr stark dorsalwärts gekrümmt, weshalb die Querschnitte in dieser Region in Flächenschnitte übergehen, die jedoch auch nicht ohne Interesse sind. Flächenschnitte durch das Hinterende beweisen uns ebenfalls, daß sich ein Zellager außerhalb des Mesodermstreifens befindet. Obwohl es mir höchst wahrscheinlich vorkommt, daß die „Zwischenplatte“ durch dichtes Aneinanderschließen der gedrängten Zellreihen zustande kommt, so kann ich dies nicht mit Sicherheit behaupten, da mir keine direkten Beweise dafür vorliegen.

Wenden wir uns der Untersuchung der Zellreihen an Querschnitten zu, so bekommen wir solche Bilder wie in meiner Fig. 2: Das Ektoderm (resp. Epidermis) können wir deutlich von dem Mesodermstreifen unterscheiden. Es ist ziemlich dick, die ventrale Medianlinie ist bewimpert. Und zwar sind hier ein bis drei Zellen vorhanden, die sich außer der Bewimperung durch eine glänzende fettähnliche Beschaffenheit des Zellplasmas und großen Nucleolus auszeichnen. Da der Schnitt an der rechten Seite zwischen den Dissepimenten geführt wurde, ist dort der Mesodermstreifen in zwei dünne Zellamellen getrennt. Das dem Ektoderm anliegende somatische Blatt hat an einer Stelle Längsmuskelfibrillen, die sogenannten „primitiven Muskelfasern“, entwickelt, die nach vorne an Zahl zu- und nach hinten abnehmen, wie es aus der Serie folgt. Das Ektoderm weist beiderseits vier Zellgruppen auf, die bei genauer Beobachtung als nicht der eigentlichen Epidermis angehörend erscheinen, sondern in derselben eingebettet sind und nur mit einer Seite an das somatische Blatt stoßen. Da dieses Verhalten sich in

weiteren Schnitten wiederholt, ist es klar, daß die Zellgruppen Querschnitte von vier Reihen darstellen. Es muß noch erwähnt werden, daß die innersten der Zellreihen beiderseits, median von den „primitiven Muskelfasern" liegen und, wenn wir das mit der Flächenansicht vergleichen, den Bauchmarkanlagen entsprechen, die später sich immer mehr einander nähern, bis sie zum einfachen Bauchstrang verschmelzen.

Bei anderen verwandten Oligochätenarten wurden auch ähnliche Zellreihen beschrieben, namentlich von Wilson, Bergh und Vejdovský für Lumbriciden. Bei letzteren ließen sich die Polzellen nachweisen, aus denen die Zellreihen direkt hervorsprossen. Daß die Zellreihen von Criodrilus den von Wilson, Bergh und Vejdovský für Lumbriciden festgestellten entsprechen, unterliegt für mich keinem Zweifel. Ihre Lage, Charakter und Beziehungen zu dem Ektoderm, somatischen Blatt und zu den „primitiven Muskelfasern", sind so übereinstimmend mit dem Verhalten der Zellreihen bei Lumbriciden, daß ich sie mit voller Überzeugung für identisch halte. Wilson hat in seiner Arbeit „The Embryology of Earthworm", nach einem Flächenpräparat (Taf. XIX, Fig. 61) das Verhalten der vier Zellreihen am Hinterende abgebildet. Die Zellreihen konvergieren (in der genannten Fig.) rückwärts und verlaufen ganz dicht nebeneinander (vgl. oben über „Zwischenplatte"). Beim Vergleich meiner Fig. 2 mit den Bildern, welche Vejdovský für Rhynchelmis gibt (Taf. XXXII, Fig. 1, 2), fällt die Ähnlichkeit der Verhältnisse sofort auf.

In einer Hinsicht weichen nur die Zellreihen bei Criodrilus von denen der Lumbriciden ab, und zwar dadurch, daß sie niemals ganz auf der Oberfläche des Körpers zu finden sind. Immerhin fand ich sie im Ektoderm eingebettet und mit Epidermiszellen bedeckt.

Die von mir bis jetzt mitgeteilten Befunde über Criodrilus stimmen also mit dem überein, was über Lumbriciden bekannt ist.

Es wundert mich gar nicht, daß Hatschek und Bergh diese Gebilde bei Criodrilus nicht beobachtet haben. Die Zellreihen sind nur undeutlich sichtbar und Wilson, der sie zuerst beschrieben hat, war zu ihrer Aufsuchung erst durch die Arbeit Whitmans über Clepsine geleitet, bei welcher das Entstehen der Mesodermgebilde aus mehreren Anlagen mehr ausgeprägt ist. Andere Autoren, die die Wilsonschen Befunde anfangs entschieden bestritten, haben bei weiteren Untersuchungen Wilsons Angaben bestätigen müssen (Vejdovský, Bergh).

Mit diesen Befunden haben wir also die erste von uns gestellte Frage beantwortet und wir schließen unsere Betrachtungen, indem wir sie folgendermaßen zusammenfassen:

Beim Criodrilusembryo verlaufen zwischen dem Mesodermstreifen und dem Ektoderm, in letzterem eingebettet, beiderseits je vier Paare von Zellreihen, die von hinten gelegenen Polzellen hervorsprossen. Ein Paar der Zellreihen verläuft medianwärts von den „primitiven Muskelfasern", andere drei lateralwärts von denselben.

Die Zellreihen von Criodrilus sind mit den bei Lumbriciden beschriebenen Gebilden identisch.

b) Entwicklung der Nephridien.

Die Differenzierung einzelner Zellreihen führt uns zur Streitfrage der Nephridienentwicklung.

Um auf diese Frage, die den Kern meiner Arbeit bilden soll, eine Antwort zu geben, bediente ich mich der Rekonstruktionsmethode, mit deren Hilfe ich zu ganz unerhofften Resultaten kam.

Eine Reihe von sagittalen, aufeinander folgenden Längsschnitten erweist, daß jener Zellstrang, der dicht seitwärts von den primitiven Muskelfasern verläuft, eine Sonderung in einzelne Zellgruppen eingeht. Die Einkerbungen des Stranges (Fig. 4) entsprechen genau den Segmentgrenzen und eine Reihe von Segmenten hindurch verharren jene Zellgruppen in der gleichen Gestalt, bis sie endlich den Zusammenhang mit den benachbarten verlieren und bis ihre strangförmige Gestalt sich deutlich ausprägt.

Während dieser Vorgänge hat sich an den Coelomsäcken nichts geändert, außer, daß die einzelnen Wände viel dünner geworden sind und ihre Zellen sich mehr der Gestalt flacher Epithelzellen genähert haben. Die „Trichterzellen" sehen ganz wie zuvor aus.

Im nächsten Stadium rücken die retroperitonealen Zellgruppen in die Leibeshöhle vor, wobei sie sich mit Peritoneum umkleiden. Wir unterscheiden Stadien, an denen die ventrale Seite der Stränge noch an die Epidermis stößt (Fig. 5 und 6), während sie später von dieser durch Peritoneum getrennt ist. Es liegt uns offenbar eine junge, noch solide Schleifenanlage eines Nephridiums vor. Aus der Schnittfolge (Fig. 5 und 6) entnehmen wir, daß sie aus einem longitudinal verlaufenden soliden Strang besteht. Der letztere ist in der Mitte leicht ventralwärts gebogen und grenzt mit seinem Hinterende an den sich einstülpenden Borstenfollikel.

Eine vollkommene Bestätigung unserer Längsschnittbilder aus diesem so wichtigen Stadium entnehmen wir aus der Betrachtung der Querschnitte. Auch an diesen finden wir die Anlage des Segmentalorganes bereits teilweise in die Leibeshöhle eingedrungen und dorsal mit einem dünnen Peritoneumhäutchen umkleidet. Der Vergleich mit den Längsschnitten ist übereinstimmend, aus der Schnittfolge bekommen wir folgende Bilder. In der Region der Borsten finden wir (Fig. 11) die beiden retroperitonealen Borstenanlagen, die durch Einstülpung des Ektoderms entstanden sind, an einem Schnitt getroffen. Die dünne Peritoneumwand, die Somatopleura, ist durch die beiden Anlagen an der Stelle ihres Auftretens in die Leibeshöhle zurückgedrängt. Der nächste Schnitt geht durch die Gegend des Trichters und der Dissepimentwand. Hier tritt uns eine Verdoppelung der dünnen Peritoneumlamellen entgegen; und wir schließen daraus, daß hier der Schnitt durch die Gegend der Dissepimentfalte geführt wurde (wie sie in Längsschnitten Fig. 5, 6, 7, 8 dargestellt ist und auf die wir noch im weiteren zu sprechen kommen müssen). Die Zellgruppe an der Stelle der äußeren Borsten ist verschwunden. Lateralwärts von den „primitiven Muskelfasern" setzt sich, nach Ausbleiben in einigen Schnitten, eine Zellgruppe fort, die ebenfalls retroperitoneal liegt (Fig. 10). Dünne, abgeflachte, sich um diese Zellgruppe herumlegende Zellen stellen uns die durch die Schleifenanlage in die Leibeshöhle mitgezogenen Peritoneumzellen dar. Letzteres Bild wiederholt sich einige Male, bis wir wieder zu den Borstenanlagen gelangen. Es ergibt uns also die Untersuchung der Querschnitte wiederum eine Bestätigung der retroperitonealen Lage der jungen Nephridien, was wir übrigens schon aus den Längsschnitten deutlich ersahen (Fig. 5, 6).

Allmählich hat sich auch die „Trichterzelle" verändert. Die Dissepimentwand, der sie angehört, ist jetzt S-förmig geknickt. Die Knickung habe ich an allen von mir untersuchten Exemplaren gefunden. Sie ist infolge des Vorrückens des jungen Nephridiums in die Leibeshöhle entstanden. Die „Trichterzelle" liegt jetzt dem Vorderende der Schleifenanlage an, durch eine Bucht der Dissepimentfalte von ihm getrennt. Ihre Lage hat sich geändert, sie kommt jetzt mehr nach oben zu liegen, was der Krümmung der Dissepimentwand und dem Vorrücken der Schleifenanlagen in die Leibeshöhle zuzuschreiben ist. Auch ist ihre Beziehung zur Dissepimentwand viel inniger geworden. Sie weist jetzt einen Übergang zu den übrigen Peritoneumzellen auf (Fig. 7).

Infolge der schon erwähnten S-förmigen Knickung entsteht zwischen der „Trichterzelle“ und dem vordersten Ende der Schleifenanlage ein Lumen, das sich dann später dicht mit Wimperhaaren bekleidet und in den Schleifenkanal führt. Die faltenförmige Knickung beschränkt sich übrigens nicht nur auf die Gegend des Trichters. Bevor sich der Trichter endgültig formt und in die Leibeshöhle hervorragt, wird infolge der Spannung die ganze Dissepimentwand gefaltet, was sowohl auf Längsschnitten als auch an Querschnitten zu beobachten ist.

Unsere Fig. 7 und 8 stellen uns Längsschnitte durch Nephridien dar. Sie gehen gerade durch das Trichterlumen, um das beiderseits (in Fig. 8) bereits Blepharoplasten zu sehen sind. Die Oberlippe des Trichters weist auch hier in beiden Figuren einen engen Zusammenhang mit dem Peritoneum auf und springt noch nicht so deutlich in die Leibeshöhle vor wie beim erwachsenen Tier.

Vergleichen wir nun mit diesem Schnitt (Fig. 8) einen mehr seitlich geführten (Fig. 9). In Fig. 9, die dasselbe Segment darstellt wie der vorhergehende Schnitt, nur vom letzteren mehr seitwärts geführt, finden wir Dissepimente in dem Trichterlumen ganz entsprechender Weise gefaltet. Dieses Verhalten ist ein ständig wiederkehrendes, so daß wir an den Zusammenhang der Faltung mit der Lumenbildung des Trichters kaum zweifeln können. Später, nachdem der Trichter seine endgültige Form ausgebildet hat, verschwindet die Falte des übrigen Dissepimentes, letzteres ebnet sich und nimmt die bekannte Gestalt an. Die „Trichterzelle“ entwickelt schon sehr frühzeitig an ihrem unteren Rand Blepharoplasten, die im älteren Stadium dichte Flimmerhaare entsenden (Fig. 5, 6, 7, 8).

Aus dieser Betrachtung folgt mit voller Klarheit die Tatsache, daß aus der sog. „Trichterzelle“ nur die Oberlippe des Trichters entsteht, daß also folglich diese große Dissepimentzelle richtig als Oberlippenzelle zu bezeichnen ist. Zur Bildung der Unterlippe wird dagegen das Material des vordersten Endes des Nephridiums verwendet.

Die Bildung des Schleifenkanals, des wesentlichen Teiles eines Nephridiums, erfolgt durch eine Ausziehung des mittleren Teiles des longitudinalen Stranges unter 90° in die Leibeshöhle hinein. Gleichzeitig mit der Bildung der definitiven Schleife beginnt die Vakuolisierung des Plasmas der Nephridienzellen. Nach den Angaben der Autoren ist dies das erste Stadium bei Entstehen des Nephridienlumens, welches durch Zusammenfließen der Vakuolen

intracellulär zustande kommt. Ist das Lumen ausgebildet, dann finden wir auch die Oberlippenzelle, die sich unterdessen schon in mehrere zerlegt hat, und die Zellen des Nephridiums mit dichten Flimmerhaaren besetzt. Durch das Aneinanderstoßen der gegenüberliegenden Flimmerhaare entsteht eine Wimperflamme, die sich überall im angeschnittenen Trichterlumen findet (Fig. 7).

Diese Auffassungsweise der Nephridienentwicklung, die ich vorher geschildert habe, steht mit den Angaben Berghs in offenem Widerspruche. Jede über die Nephridienentwicklung von ihm aufgestellte These wird von mir bestritten, und aus diesem Grund muß ich zum Vergleiche seine Arbeit näher besprechen, um die Unrichtigkeit seiner Angaben zu beweisen.

Aus der „Trichterzelle" soll nach Bergh durch wiederholte Teilungen ein longitudinaler Zellstrang entstehen, der sich später in das definitive Nephridium umwandelt. Die intraperitoneale Anlage der Nephridien unterliegt seiner Ansicht nach keinem Zweifel. Er bildet sogar die „Trichterzelle" während der Teilung ab. Jedoch — merkwürdig — hat er nicht einmal wenigstens eine Teilung derselben in der eben charakteristischesten Richtung, der Längsachse des Körpers, gesehen und abgebildet. Die Teilung der gemeinten Trichterzellen verläuft überall dort, wo er sie abbildet in allen anderen möglichen Richtungen (so z. B. Taf. XIII, Fig. 1 [vide 7] radial zur Körperachse, Fig. 2 und 3 in der Querachse und so weiter). Die sich teilende „Trichterzelle" in seiner Figur 2 liegt sogar an der hinteren Wand des Dissepimentes.

Ich habe mich bemüht, alle Präparate darauf zu prüfen, und es gelang mir kein einziges Mal an den zahlreichen Serien, an so vielen Segmenten, bei so verschiedenen Stadien, die ich untersuchte, eine Teilung in dieser Richtung zu finden.

Übrigens ist auch die Berghsche Sache unsicher, was den Peritonealüberzug der Nephridien anbelangt. Seine Bilder (wie Figur 2 und 4 l. c.) sprechen direkt für meine Auffassung. In der Figur 2 stößt das junge Nephridium an die Epidermis an und ist im Begriff, in die Leibeshöhle vorzurücken, an der Stelle, wo es schon in die Leibeshöhle eingedrungen ist, finden wir an ihm den Peritonealüberzug.

Überhaupt ist die Frage des Peritonealüberzuges eine der schwächsten Seiten der Berghschen Criodrilusarbeit. Zunächst liegt die Mutterzelle einzelner Nephridien, „die Trichterzelle", in der Leibeshöhle, dann ist der Nephridiumstrang unterhalb der Epidermis (Figur 2 und 4), also außerhalb der Leibeshöhle und endlich findet

ihn Bergh mit Peritoneum überzogen. Aus seiner Art der Nephridienableitung kommt es, daß er über den Peritonealüberzug so überaus unklar spricht. „Was die Bildung des Peritonealüberzuges anbetrifft", kann er „hierüber nichts Vollständiges mitteilen." Um den bereits vollzogenen Überzug zu erklären, stellt er eine Hypothese von einem Auswandern der Zellen, um den Peritonealüberzug zu bilden, auf. Diese Hypothese stützt sich jedoch auf keine Tatsachen.

Mit Wilson und Vejdovský stimmen meine Befunde überein. Nur in einer Beziehung muß Vejdovskýs Auffassung berichtigt werden, und zwar ist die erste Zelle des Nephridiumstranges entschieden (wenigstens bei Criodrilus) nicht mit der „Trichterzelle" identisch. Nach Vejdovský soll die Trichterzelle aus dem Nephridiostich auswandern, in die Leibeshöhle eindringen und erst sekundär mit dem Nephridium in Verbindung treten. Ich habe die „Trichterzellen" schon in sehr jungen, noch nicht gehöhlten Segmenten gefunden, während der Nephridienstrang (Nephridiostich) ganz solid und noch nicht in einzelne Zellgruppen differenziert war.

Es muß noch hier auf die Untersuchungen an Regeneraten eingegangen werden. Es liegen uns zwei für unsere Fragen wichtige Arbeiten vor; von E. Uhlenhut und von Janina Zielinska (38 und 53). Die noch nicht publizierte Arbeit von Uhlenhut wurde im Jahre 1908 im II. zool. Institute in Wien gemacht und behandelt die Regeneration der Nephridien nach einer speziellen Exstirpierung dieser Organe. Wichtiges füs uns bringt Uhlenhut insofern, daß er auch an den Regeneraten die Entstehung des Trichters und der Schleife aus getrennten Materialien fand.

Die zweite Arbeit, die jüngst in der „Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft" (2.—4. Heft, 44. Band 1909) erschien, trägt den Titel: „Regeneration des Hinterendes bei Lumbriciden". Die Autorin fand und bildete auch beim regenerierenden Wurme die ungemein schwer zu findenden Wilsonschen Zellreihen ab. Die Lage dieser Stränge ist genau dieselbe, wie sie in der embryonalen Entwicklung von Wilson, Bergh und Vejdovský bei Lumbricus und von mir bei Criodrilus gefunden wurde. Jedoch bin ich, wie auch andere Autoren, mit der Deutung, was sich aus den einzelnen Strängen entwickelt, mit der Autorin nicht einig. Sie leitet, wie Vejdovský, Wilson und ich die Nephridien von dem der Neuralreihe benachbarten Zellstrang ab; die zwei äußeren Zellreihen sollen die Anlagen der inneren und äußeren Borsten darstellen. Es ist das große Verdienst von Bergh und Vejdovský, den Übergang dieser Reihen (nach Bergh irrtümlicherweise sogar aller drei

äußeren Reihen) in die Ringmuskulatur erforscht und beschrieben zu haben. Dasselbe haben auch meine Untersuchungen bestätigt, obwohl ich anfangs gegen diese Meinung sehr voreingenommen war. Nach den Untersuchungen dieser Forscher unterliegt es keinem Zweifel mehr, daß die Borsten durch Einstülpung der Epidermis angelegt werden. Übrigens ist auch die Lage der inneren und der äußeren Borstenanlagen eine andere als jener Stränge. Die inneren Borsten liegen von ihrem ersten Anfang an, wie bereits gesagt, deutlich in einer Linie mit den Trichtern und den Endblasen, zwischen der Endblase und dem Trichter des folgenden Segmentes.

Die große Übereinstimmung meiner Resultate mit den Hatschekschen Befunden ersieht man schon aus dem Vergleich mit den im historischen Überblick angeführten Sätzen.

Es müssen mit besonderer Schärfe die wichtigen morphologischen Tatsachen, die Hatschek in seiner Annelidenarbeit ans Licht gebracht hat, hervorgehoben und betont werden. Und zwar 1. der longitudinale Verlauf der Nephridien, 2. die retroperitoneale Entstehung des Schleifenkanals, 3. getrennte Anlagen der Schleife und des Trichters (nach mir nur der Oberlippe), 4. die kontinuierliche Verbindung der jungen Nephridienanlagen. Diese Bemerkung scheint mir um so notwendiger, da keiner der späteren Autoren das erwähnt, wobei doch einerseits ein überaus wichtiger Charakter (ad 1) übersehen wird, andererseits bei der Beschreibung der Entwicklung die Hatschekschen Ergebnisse verschwiegen werden, obwohl die neuesten Arbeiten immer aufs neue eine Bestätigung seiner Ansichten bringen. (Retroperitoneale Anlage und Entstehung des Schleifenkanals — Mayer (für Polychäten), Wilson, Vejdovský —; getrennte Trichteranlage — Mayer, Wilson, Vejdovský, Uhlenhut; kontinuierliche Verbindung der jungen Nephridienanlagen — „Nephridiostich" Wilsons und Vejdovskýs). Meine Arbeit bringt eine Vereinigung der bis jetzt bestehenden Gegensätze, indem sie die Verhältnisse bei dem bis jetzt (dank Bergh) aparte stehenden Wurme denen anderer Oligochäten näherbringt.

Es ist zu bemerken, daß alles Wesentliche, was die Nephridienentwicklung anbelangt, schon in den ersten Arbeiten über Oligochätenentwicklung gesehen und beschrieben wurde, bevor noch Bergh die umfangreiche Nephridienliteratur mit seiner Würzburger Criodrilusarbeit inaugurierte. Und zwar hat schon Kowalewski in seiner bereits erwähnten Arbeit die Wilsonschen Zellreihen an Querschnitten bemerkt, indem er sagt (Seite 63 zur Fig. 32): „Die Zellen des oberen Blattes, die hier den Keimstreifen an-

liegen, sind an einigen Stellen zweischichtig geworden" (siehe Fig. 32, 34, 36, 35, 37 (links), Taf. IV und V l. c.). Da wir jedoch wissen, daß das „obere Blatt" = Epidermis bis in das erwachsene Individuum immerfort einschichtig bleibt, unterliegt es keinem Zweifel, daß KOWALEWSKI die Zellreihen gesehen und abgebildet hat. Bei Tubifex rivulorum soll sich der „Keimstreifen" nach KOWALEWSKI (l. c.) direkt aus 5 Polzellen entwickeln. Aber vor allem erinnere ich daran, was ich von HATSCHEKS Arbeit sagte. Schon er hat die Nephridien von einem dicht unter dem Ektoderm liegenden Gewebe abgeleitet, das durch endothelartige Zellen der Hautmuskelplatte von der Leibeshöhle getrennt ist. Der von ihm erwähnte Strang, aus dem sich dann alle Nephridien differenzieren und der am Hinterende kontinuierlich verläuft, ist ja nichts anderes als der später von WILSON und VEJDOVSKÝ beschriebene Nephridiostich. Heute nach so vielen Arbeiten, wie die glänzende Arbeit von WILSON, kehren wir zu dem Standpunkt zurück, den HATSCHEK vor 30 Jahren eingenommen hat, — allerdings — um die wichtige Kenntnis reicher, daß wir den Nephridienstrang nicht mehr von der Hautmuskelplatte, wie ehemals HATSCHEK und BERGH noch heute, sondern mit den Anlagen des Nervenstranges und der Ringmuskulatur aus besonderen Teloblasten herleiten.

Nun sind wir am Schlusse dieses Kapitels imstande, die anderen drei uns gestellten Fragen zu beantworten. Die Antwort läßt sich im folgenden Satze formulieren:

Die Nephridien entwickeln sich aus der lateralwärts von den „primitiven Muskelfasern" liegenden, retroperitonealen Zellreihe in der Weise, daß dieselbe in segmental angeordnete Zellgruppen zerfällt, die in die Leibeshöhle vorrücken und sich dabei mit Peritoneum umkleiden.

Die Oberlippe des Trichters entsteht aus einer großen präseptalen Zelle („Trichterzelle" autorum); sie bildet die Oberlippe nach wiederholter Teilung; das Trichterlumen entsteht durch eine Faltung der Dissepimentwand zwischen der Oberlippe und den ersten Zellen der Schleife.

c) Der Nervenstrang.

Über die Entwicklung des Bauchmarks habe ich nichts Neues den neueren Untersuchungen (WILSONS und BERGHS) zuzufügen. Ich beschränke mich nur auf die Bemerkung, daß ich die Differenzierung des Bauchmarkes aus zwei von rückwärts zuwachsenden

Strängen bestätige. Die beiden Anlagen nähern sich immer mehr und mehr einander und, nachdem sie zu einem einfachen Gebilde verschmolzen sind, lösen sie sich allmählich von dem Ektoderm, in dem sie ursprünglich eingebettet waren. Die Lagebeziehungen des Nervensystems zu den primitiven Muskelfasern ändern sich mit der fortschreitenden Trennung des Bauchmarks von dem Ektoderm. Ursprünglich liegen die primitiven Muskelfasern seitlich von den Neuralplatten (Fig. 2, 9, 10), später nach der Verschmelzung derselben und mit der Ablösung vom Ektoderm kommen sie mehr ventralwärts zu liegen (Fig. 12) und liegen von der sich bildenden Bauchmuskulatur durch die sich hier einschiebenden Doppelpaare von Borstennerven getrennt.

d) Entwicklung der Längsmuskulatur und des „accessorischen Bauchmuskelfeldes".

Die Längsmuskulatur entwickelt sich in der Gegend des Mesodermstreifens aus Zellen, die dem somatischen Blatte angehören.

Am allerfrühesten entwickeln sich die schon wiederholt erwähnten „primitiven Muskelfasern". Sie wurden von allen Forschern (Hatschek, Bergh, Wilson, Kleinenberg, Vejdovský) an den Embryonen beobachtet und in übereinstimmender Weise abgebildet. Jedoch wurde über ihr weiteres Schicksal nichts Näheres bekannt.

Vejdovský, der ihnen den Namen der „primitiven Muskeln" beigelegt hat, hält sie für Embryonalmuskeln, da er nicht sicher ist, ob sie auch beim erwachsenen Tier fungieren. Er sieht sie in der primären Leibeshöhle und glaubt ihren Ursprung in den larvalen Mesenchymzellen suchen zu müssen.

Bergh leitet sie mit Recht von den äußersten Zellen der Somatopleura ab.

Es ist mir gelungen, Vollständiges über ihren Ursprung und ihr Schicksal zu ermitteln. Alles, was sich auf die Lage dieser „primitiven Muskelfasern" bezieht, habe ich bereits gelegentlich mitgeteilt. Ich fasse es noch einmal kurz zusammen: Von der Fläche gesehen, zur Zeit der noch nicht differenzierten Zellreihen, liegen diese Längsmuskelfasern zwischen der Neuralplatte und den Trichteranlagen bzw. dem Nephridienstrang (Fig. 2). Sie entstehen in den Zellen der Somatopleura, trennen sich später von ihr los und kommen gleichzeitig mit dem Verschmelzen der beiden Bauchmarkanlagen und nach dem Abheben des Nervenstranges vom Ektoderm unter die letzteren zu liegen (Fig. 12). Die Muskelfasern nehmen all-

mählich an Zahl zu, bis sie zu einem beträchtlichen Muskelfelde werden, das allseitig vom Peritoneum bekleidet ist. Zur Zeit, als dieses Gebilde schon die Gestalt eines Muskelfeldes hat, ist die übrige Längsmuskulatur noch jung und besteht aus einer einzigen Faserschichte. Bildet der Nervenstrang seitlich Nervenausläufer, die sich, wie gesagt, unter das genannte Feld einschieben, dann nimmt gleichzeitig die Bauchmuskulatur an Dicke zu (Fig. 13). Dieses Stadium enthält schon im wesentlichen alles das, was wir beim erwachsenen Tier beobachten, und es ist aus dem Vergleich der Übergangsstadien zu schließen, daß die „primitiven Muskelfasern" in das definitive accessorische Muskelfeld der Bauchmuskulatur übergehen.

Diese Tatsache, daß das accessorische Muskelfeld am allerfrühesten von aller übrigen Muskulatur und getrennt angelegt wird, deutet darauf hin, daß wir ein Organ vor uns haben, dessen physiologische Bedeutung im Embryonalleben wahrscheinlich nicht nur „accessorisch" ist. Es wäre sehr interessant, die näheren Beziehungen dieses Gebildes zum Bauchmark zu untersuchen und es beim erwachsenen Tier auf die Nervenendigungen zu prüfen.

Die übrige Längsmuskulatur entwickelt sich ebenfalls aus den Zellen der Somatopleura. Auf das Histogenetische der Muskelbildung habe ich mich nicht eingelassen.

Außerhalb des Mesodermstreifens, noch zur Zeit, da derselbe nur die Bauchseite des Embryo einnimmt, finden sich zerstreute Längsmuskelzellen, die bereits Fibrillen gebildet haben. Sie stammen von den Rändern des Mesodermstreifens her, den sie in großer Menge verlassen. Fig. 2 stellt uns eine Reihe von Zellen dar, die sich eben in Muskelzellen umwandeln. Das Betrachten der Flächenpräparate lehrt uns, daß die erwähnte Auswanderung am Hinterende am häufigsten stattfindet. Es ist äußerst leicht, an jener Stelle alle Übergänge der multipolaren Zellen zu spindelförmig ausgezogenen Muskelzellen zu verfolgen.

An der Bildung der Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauches beteiligen sich bei Criodrilus, ähnlich wie es von Bergh für Lumbriciden festgestellt wurde, die äußeren Zellreihen. Nach Bergh sollen bei Lumbricus alle drei lateralwärts von den „Primitivmuskeln" liegenden Zellreihen, durch Ausziehen in spindelförmige Zellen, die Ringmuskulatur bilden.

Die histologische Umwandlung der zweiten Zellreihe in gestreckte Muskelzellen trifft aber wenigstens bei Criodrilus entschieden nicht für die II. Reihe zu. Letztere bewahrt ihre Selb-

ständigkeit, sie geht die im Kapitel *b)* geschilderte Differenzierung ein und muß als Anlage der Nephridien angesehen werden.

Im Anschlusse an die obigen Untersuchungen geben wir eine tabellarische Zusammenstellung der Bezeichnungen, die von verschiedenen Forschern für dieselben Gebilde aufgestellt wurden, nebst einem Vergleich mit den von uns bei der Darstellung gebrauchten Namen.

<table>
<tr><th>Hatschek</th><th>Bergh</th><th>Wilson</th><th>Vejdovský</th><th>Autor</th></tr>
<tr><td>Mesoderm-streifen</td><td>Innerer Myoblast</td><td colspan="2">Mesoblastic bands</td><td>Mesoderm-streifen</td></tr>
<tr><td>Trichterzelle</td><td>Nephridioblast früher Trichterzelle</td><td colspan="2">Funnel cells</td><td>Trichterzelle</td><td>Oberlippenzelle</td></tr>
<tr><td>—</td><td>Neuroblast mit der Neuralplatte</td><td colspan="2">Neuroblast Neural cord</td><td>Neuroblast mit der Neuralreihe</td><td>Neuroblast mit der Neuralplatte</td></tr>
<tr><td>Retroperitoneale Verdickung des somatischen Blattes</td><td rowspan="3">Der äußere Myoblast</td><td rowspan="2">Nephroblast Nephridiostich</td><td>Nephridioblast Nephridiostich</td><td>Nephroblast mit Nephridial-strang</td></tr>
<tr><td>—</td><td>Myoblast</td><td>Myoblast</td></tr>
<tr><td>—</td><td>Lateral bands lat. cell cord</td><td>Vorderer Teloblast</td><td>Myoblast</td></tr>
</table>

Zum Schlusse meiner Untersuchungen will ich meine Dankespflichten erfüllen. Vor allem sei es mir erlaubt, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Berthold Hatschek meinen innigsten Dank auszudrücken für die Verleihung eines Arbeitsplatzes in seinem Institute und für die Anregung zu obigen Untersuchungen. Dem Herrn Assistenten Prof. Dr. K. C. Schneider bin ich für das dauernde Interesse, das er für meine Arbeit hegte, und für manchen guten

Rat innigst verpflichtet. Den Herren Assistenten Dr. Heinrich Joseph und Dr. R. Czwiklitzer bin ich für ihre wertvollen Winke, an denen sie es nicht fehlen ließen, sehr dankbar.

Wien, Mai 1909.

Literaturverzeichnis.

1. 1880—1881. Balfour, Fr. M.: Handbuch der vergleichenden Embryologie.
2. 1892. Beddard, Frank E.: Researches into the Embryology of the Oligochaeta (Quarterly Journ. Microsc. Sc., Vol. XXXIII).
3. 1891. Benham, William Bl.: The Nephridium of Lumbricus and its Blood-supply (Quart. Journ. Micr. [2.], Bd. 32).
4. 1885. Bergh R. S.: Die Exkretionsorgane der Würmer (in: Kosmos., Bd. 2).
5. 1886. — Entwicklungsgeschichte der Anneliden (in: Kosmos., Bd. 2).
6. 1886. — Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44).
7. 1888. — Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei Criodrilus (in: Arbeiten d. zoolog. Inst. Würzburg, Bd. 8).
8. 1890. — Neue Beiträge zur Embryologie der Regenwürmer (in: Zool. Anzeiger, Bd. 13).
9. 1890. — Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifens von Lumbricus (in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 50).
10. 1899. — Nochmals über Entwicklung der Segmentalorgane (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 66).
11. 1881. Butschinski, Pet.: Zur Frage nach der Entwicklung des Regenwurmes (in: Nachr. Neurussisch. Ges. Nat. Odessa, Bd. VII). (Russisch.)
12. 1886. Collin, A.: Criodrilus lacuum (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46).
13. 1894. Gibbs Bourne, Alfred: On certain points in the development and anatomy of some earthworms (in: Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 36).
14. 1895. Goodrich, Edw. S.: On the Coelom, Genitalduct and Nephridia (in: ibidem, Vol. 37).
15. 1896. — Notes on Oligochaetes (in: ibidem, Vol. 39).
16. 1898. — On the Nephridia of the Polychaeta (in: ibidem, Vol. 40, 41 u. 43).
17. 1878. Hatschek, Berthold: Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden (in: Arb. aus d. Zool. Inst. der Univ. Wien, Bd. III).
18. 1881. — Über Entwicklungsgeschichte von Echiurus etc. (in: ibidem, Bd. III).
19. 1894. Hesse, R.: Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 58).
20. 1899. Hoffmann, R. W.: Entwicklungsgeschichte der Oligochaeten (in: ibidem, Bd. 66).
21. 1879. Kleinenberg, Nik: The development of the Earthworm, Lumbricus trapezoi des Dugès (in: Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XIX).
22. 1902. Korschelt, E. und Heider, K.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena.

23. 1871. Kowalewski, Alex.: Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden (in: Mémoires de l'Acad. Imp. de Sc. de St. Pétersbourg, Sér. 7, T. XIV).
24. 1864—1865. Lankester, Edwin Ray: The anatomy of the Earthworms. *(a)* Part. I, in: Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. IV., *b)* Part. II, III, ibidem, Vol. V).
25. 1905. Lillie, R. S: The structure and development of the Nephridia of Arenicola cristata (in: Mitt. Zool. Station, Neapel, Bd. XVII, H. 3).
26. 1887. Meyer, Eduard: Studien über den Körperbau der Anneliden I. (in: Mitt. Zool. Station Neapel, Bd. VII).
27. 1901. — Studien über den Körperbau der Anneliden, V. Mesoderm der Anneliden (in: ibidem, Vol. 14).
28. 1866, 1868. Metschnikoff, Elias: Embryologische Studien (in: Zeitschr. f. wiss. Zool, Bd. 16 und 18).
29. 1900. Michaelsen, W.: Oligochaeten (Tierreich).
30. 1868. Ratzel F. und Warschawsky, M.: Zur Entwicklungsgeschichte des Regenwurms (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 18).
31. 1889. Roule, L: Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochaete limicole marin (in: Ann. Sc. nat., Sér. 7, T. VII).
32. 1882. Salensky, W.: Études sur le développement des Annélides (Arch. de Biol., T. III).
33. 1883. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden (Biolog. Centr. II, 1883).
34. 1883. — Études sur le développement des Annélides V. Terebella Meckelii (Arch. de Biol., T. IV).
35. 1887. — Études sur le développement des Annélides (in: ibidem, T. VI).
36. 1902. Schneider, Karl Camillo: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
37. 1889. Schultz, E.: Aus dem Gebiete der Regeneration (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 66).
38. 1909. Uhlenhut, Eduard: Regeneration der Nephridien bei Lumbricus (noch nicht publiziert).
39. 1856. d'Udekem, Jules: Développement du lombric terrestre (in: Mém. couronnées et mém. de sav. étrang. Academie royal de Belgique, Tome XXVII).
40. 1879. Vejdovský, Franz: Über die Entwicklung des Herzens bei Criodrilus (in: Sitzungsberichte der k. böhmischen Gesellschaft d. Wiss).
41. 1884. — System und Morphologie der Oligochaeten, Prag.
42. 1887. — Das larvale und definitive Exkretionsorgan (in: Zoolog. Anzeiger).
43. 1887. — Vývoj i morphologie exkrečnich organův (in: Sitzungsber. der böhm. Gesellsch. d. Wiss.).
44. 1886. — Entwicklung von Rhynchelmis (in: ibidem).
45. 1888—1892. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Prag.
46. 1900. — Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 67).
47. 1887. Wilson, E. B.: Germbands of Lumbricus (in: Journ. of Morphol., Vol. I).
48. 1889. — The Embryology of the Earthworm (in: ibidem, Vol. III).
49. 1890. — The origin of the mesoblast-bands in Annelids (in: ibidem, Vol. IV).
50. 1878. Whitman, Ch. O.: The embryology of Clepsine (in: Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 18).
51. 1878. — The Germlayer in Clepsine (in: Zool. Anz.).

52. 1887. — A Contribution to the history to the germ-layers in Clepsine (Journ. of Morph. Vol. I).
53. 1909. Zielinska, Janina: Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Regeneration des Hinterendes (in: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. 44, H. 2—4).
54. 1884. Hatschek, B.: Über Entwicklung von Sipunculus nudus (in: Arbeiten der zool. Institute Wien, Bd. V).

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen:

ab.=äußere Borstenanlage.
acc.=akzessorisches Muskelfeld.
b.=Borste.
bf.=Borstenfollikel.
blph.=Blepharoplasten.
Bm.=Bauchmark.
bnr.=Borstennerv.
diss.=Dissepiment.
ec.=Ektoderm.
en.=Entoderm.
Ep.=Epidermis.
ib.=innere Borstenanlage.
lm.=Längsmuskel.
Mes.=Mesodermstreifen.
mz.=Muskelzellen.
nr.=Neuralreihe (Neuralplatte).
nphr.=Nephridialstrang.
P.=erste, zweite, dritte u. vierte Polzellen.
pr.=Peritoneum.
prm.=primitive Muskelfasern.
rm.=Ringmuskulatur.
rmz.=Ringmuskelzelle.
so.=Nephridialschleife.
som.=somatisches Blatt.
spl.=splanchnisches Blatt.
tz.=Trichterzelle (Oberlippenzelle).
ur.=Urmesodermzelle.
wz.=Wimperzelle.

Bei Längsschnitten ist links vorne, rechts hinten.

Bei Längsschnitten ist die neurale Seite nach oben, bei Querschnitten nach unten gewendet.

Fig. 1. Diagrammatisches Flächenbild des hinteren Endes eines Mesodermstreifens, die vier Polzellen darstellend (Obj. 7., Oc. 4).

Fig. 2. Querschnitt durch ein Stadium mit jungen Coelomspalten (rechts) und mit vier im Ektoderm eingebetteten Zellreihen (Obj. E., Oc. 2).

Fig. 3. Sagittaler Längsschnitt durch das Hinterende eines länglich ovalen Wurmes mit solidem Nephridienstrang. Schnittrichtung nach vorne medianwärts (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 4. Sagittaler Längsschnitt mit Nephridienstrang, der sich in segmentale Zellgruppen auflöst (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 5. Sagittaler Längsschnitt mit jungen Nephridien, die in die Leibeshöhle vordringen (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 6. Nächster sagittaler Längsschnitt aus derselben Serie wie Fig. 5 und dieselben Segmente darstellend (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 7. Sagittaler Längsschnitt durch ein älteres Stadium, wie in Fig. 5 und 6, Trichter- und Anfangsteil des Nephridiums getroffen (Ob. E., Oc. 4).

Fig. 8. Sagittaler Längsschnitt durch ein älteres Stadium, wie in Fig. 7, Trichter- und Schleifenkanal mit bereits fertigem Lumen (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 9. Dasselbe Segment, 4 Schnitte seitwärts (aus derselben Serie und dasselbe Segment, wie in Fig. 8) (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 10. Querschnitt durch ein Stadium, wie in Fig. 5 und 6 dargestellt, das Nephridium quer darstellend (Obj. E., Oc. 2).

Fig. 11. Querschnitt durch ein Stadium, wie in Fig. 5 u. 6; die inneren und äußeren Borstenanlagen getroffen (Obj. E., Oc. 2).

Fig. 12. Querschnitt durch das Hinterende eines bereits wurmförmigen, jungen Würmchens, behufs Darstellung des sich bildenden akzessorischen Muskelfeldes, zur Zeit des vollkommenen Fehlens der Bauchmuskulatur (Obj. 7, Oc. 2).

Fig. 13. Querschnitt, viel mehr nach vorne wie in Fig. 12. Die Bauchmuskulatur beginnt schon zu wachsen. Das „akzessorische Muskelfeld" behält seine Unabhängigkeit von derselben; rechts ist das akzessorische Muskelfeld durch den sich unter dasselbe einschiebenden Borstennerv vom Bauchmuskelfelde getrennt (Obj. 7, Oc. 2).

Die Neurochorde des Criodrilus lacuum Hoffmstr.

Von

Josef Hönig.

(Mit einer Tafel und einer Textfigur.)

Wiewohl die Oligochäten schon seit dem 17. Jahrhunderte unzählige Male Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen sind, so weisen die Angaben, die wir in der Literatur über diese Gruppe finden, noch mancherlei Lücken und Unvollständigkeiten auf. Es gibt da wie auf jedem vielbearbeiteten Gebiete noch viele strittige Punkte sowie einzelne Kapitel, die noch nicht eingehend und umfassend genug behandelt wurden. Ja, es gibt in dieser so häufig untersuchten Gruppe noch einzelne Tierformen, über deren Organisationsverhältnisse noch keine genaueren Berichte vorliegen. So wurde, wie wir aus der Zusammenstellung der einschlägigen Literatur ersehen werden, *Criodrilus lacuum Hoffmstr.* seit dem Ende der achtziger Jahre des vorigen Jahrhunderts nicht mehr anatomisch und histologisch genauer untersucht. Auf diesen Umstand durch meinen verehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Berthold Hatschek aufmerksam gemacht, ging ich nun daran, die Organisationsverhältnisse dieses Wurmes unter Anwendung der neuesten Präparationsmethoden so genau als möglich zu studieren. Jedoch schon bei der Durchsicht der ersten zu diesem Zwecke angefertigten Querschnittserien gewannen die Kolossalfasern des Bauchmarkes mit ihren verschiedenen Verzweigungen und mannigfachen Seitenästchen mein besonderes Interesse und ich wandte nun fortan meine ganze Aufmerksamkeit speziell diesen Gebilden zu. In der vorliegenden Arbeit, die ich vom Mai 1907 bis Juli 1908 im II. zoologischen Institut der Wiener Universität ausführte, will ich den Verlauf der Neurochorde und deren Zusammenhang mit Ganglienzellen bei

Criodrilus lacuum Hoffmstr. möglichst eingehend zu beschreiben versuchen.

Es sei mir nun gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Berthold Hatschek für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für die wohlwollende Förderung derselben meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Desgleichen fühle ich mich auch Herrn Professor Dr. Karl Camillo Schneider und Herrn Privatdozenten Dr. Heinrich Joseph für die Anleitung und Unterweisung sowie für die Überlassung von lehrreichen *Lumbricus*-Präparaten zu besonderem Danke verpflichtet. Ferner sage ich Herrn Assistenten Dr. Richard Czwiklitzer, der mir stets mit Rat und Tat zur Seite stand, sowie Herrn Handelsakademieprofessor Karl Wessely in Linz, Herrn Reichsgeologen Dr. Richard Schubert und meinem Kollegen cand. phil. Raoul Biberhofer, die mich beim Einsammeln des Untersuchungsmateriales in liebenswürdigster Weise unterstützten, meinen besten Dank.

Geschichtliches.

Bevor ich zur Besprechung meiner eigenen Untersuchungen übergehe, möchte ich noch zuvor einen historischen Überblick über die einschlägige Literatur entwerfen.

Criodrilus lacuum wurde im Frühlinge des Jahres 1845 von Fritz Müller, der damals noch Student der Naturwissenschaften war, im Tegeler See bei Berlin entdeckt. Noch in demselben Jahre erschien in Hoffmeister's Monographie „Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer" die erste Beschreibung des Wurmes. Auf der diesem Werke beigegebenen Tafel findet man auch eine schöne, naturgetreue Abbildung unseres Tieres, die ich wohl als die beste in der ganzen mir bekannten Literatur bezeichnen kann.

Die späteren Autoren wie Grube (1851), Claparède (1862), Perrier (1872 und 1874), Panceri (1875) beschäftigten sich entweder mit der systematischen Einordnung des Wurmes oder gaben eine mehr oder minder genaue Beschreibung der äußeren Merkmale desselben.

Im Jahre 1876 entdeckte Herr Professor Dr. Berthold Hatschek *Criodrilus lacuum* in den abgeschnürten Donauarmen bei Linz und veröffentlichte zwei Jahre später seine grundlegenden, berühmten „Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden". Im ersten Teile dieser umfangreichen Abhandlung unter-

suchte er hauptsächlich die Anlage des Mesoderms, des Nervensystems und der Segmentalorgane bei *Criodrilus* in sehr eingehender Weise.

Ein Jahr (1879) darauf erschien Vejdovskýs Arbeit „Über die Entwicklung des Herzens von *Criodrilus*", aus der wir erfahren, daß im wachsenden Hinterende das Rückengefäß aus doppelter Anlage entsteht. Derselbe Autor publizierte 1884 in seiner großen Monographie „System und Morphologie der Oligochäten" die ersten genaueren Angaben über die Anatomie und Histologie unseres Tieres, zu deren Veranschaulichung er einige mehr oder minder schematisierte Abbildungen beigefügt hat. Wenn wir die über die einzelnen Kapitel des ganzen Werkes zerstreuten Angaben näher betrachten, so machen sie auf uns den Eindruck, als ob sich der Autor nur gelegentlich mit der Untersuchung des Wurmes beschäftigt hätte, ohne sich die Erforschung desselben nach allen Richtungen zur Aufgabe gesetzt zu haben. So ließ er die für die Systematik der *Oligochäten* wichtigsten Organe, die Geschlechtsorgane, fast ganz unberücksichtigt.

Rosa, der diesen Mangel der Vejdovskýschen Arbeit erkannte, beschäftigte sich deshalb in seiner Monographie „Sul Criodrilus lacuum" (1887) hauptsächlich mit diesen Organen. Dasselbe Thema behandelten fast zu der gleichen Zeit auch Örley in seinen „Observations on Criodrilus lacuum" (1887) und Benham in seinen „Studies on Earthworms Nr. III" (1887).

Die beste Bearbeitung unseres Wurmes in anatomischer und histologischer Beziehung verdanken wir jedoch A. Collin. Dieser unterzog mit viel Fleiß und Sorgfalt alle Organsysteme des *Criodrilus lacuum* einer genaueren Untersuchung. Infolge der noch unzureichend ausgebildeten Methoden der damaligen Technik war er jedoch außerstande, deutliche, hinlänglich differenzierte Bilder zu erhalten. Insbesondere seine Darstellungen des Bauchmarkes lassen viel zu wünschen übrig. Immerhin konnte er einmal die gabelige Aufteilung einer der drei Kolossalfasern beobachten; er berichtet darüber folgendermaßen: „Merkwürdigerweise zeigte sich auf einigen meiner Präparate unter dem mittleren großen Neuralkanal nach innen zu noch ein vierter. Ich konnte an einer Stelle die Vereinigung dieses letzteren mit dem mittleren oberen beobachten."

Der Vollständigkeit halber möchte ich noch Berghs Studien „Zur Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane bei Criodrilus" (1888) und Beddards große Oligochätenmonographie erwähnen.

Doch keinem der genannten Autoren ist etwas über den Zusammenhang der Neurochorde mit Ganglienzellen bei *Criodrilus lacuum* bekannt.

Dagegen wurde diese Frage schon von einigen Forschern bei anderen Anneliden und Crustaceen behandelt. Von einer genauen Besprechung aller dieser Arbeiten muß ich jedoch absehen, um den Umfang dieses Aufsatzes nicht ins Ungebührliche und in zu argem Mißverhältnis zu meinen eigenen Untersuchungen auszudehnen. Ich möchte deshalb auf die von J. W. Spengel (1882) und H. Eisig (1887) aufgestellten Listen verweisen, in denen man eine übersichtliche Darstellung der geschichtlichen Entwicklung unserer Kenntnisse von den Kolossalfasern und deren Verbindung mit Ganglienzellen bis zum Jahre 1887 findet. Eine äußerst sorgfältige Zusammenstellung der diesbezüglichen Literatur bietet ferner Rohde in seinen „Histologischen Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten“ (1882) sowie G. Retzius in seinen Arbeiten „Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen“ (1890). „Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Würmer“ (1901) und schließlich „Das Nervensystem der Lumbricinen“ (1902).

Von den neueren Autoren müssen in erster Linie die Arbeiten B. Friedländers besprochen werden. Derselbe befaßte sich hauptsächlich mit dem Studium des Zentralnervensystems von *Lumbricus*: sein besonderes Interesse aber wandte er den Neurochorden zu. Wie wir aus seiner hiehergehörigen Arbeit „Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems von Lumbricus“ (1888) erfahren, hält er die Hüllen der „Neuralkanäle“ für ein faserreiches, kernarmes, „in ganz dicht umeinander liegenden, konzentrischen Lagen geschichtetes“ Bindegewebe, das man mit dem Myelin der Wirbeltiernerven nicht im entferntesten vergleichen könne. Nach seiner Ansicht besteht der Inhalt der Neurochorde aus miteinander völlig verschmolzenen Ausläufern der Ganglienzellen und hat das Aussehen einer homogenen, plasmatischen Masse. In der hinteren Körperregion gehen die beiden lateralen Kolossalfasern in Ganglienzellen über, die ganz in der Nähe des äußersten Endes des Bauchmarkes liegen.

Als „kolossal“ könne man diese Ganglienzellen keinesfalls bezeichnen. Merkwürdigerweise zeigen sie zur Osmiumsäure eine weit geringere Affinität als alle übrigen Nervenzellen des Bauchmarkes. Einen Übergang des medianen „Neuralkanals“ in eine Ganglienzelle der hinteren Körperregion konnte er in dieser Arbeit nicht feststellen. Diese Kolossalfaser scheint sich hinten „unmerklich zu verlieren“. Weiter gegen die mittlere Körperregion zu nehmen die

lateralen Neurochorde noch die Fortsätze anderer Ganglienzellen auf, welche nahezu die gleiche Beschaffenheit zeigen, wie die eben erwähnten. Der Autor fand diese Ganglienzellen auf der ventralen Seite des Bauchstranges stets in symmetrischer Anordnung, und zwar ausnahmslos an der Stelle, wo der Doppelnerv abzweigt. Ehe die Fortsätze der Ganglienzellen in die Kolossalfasern einmünden, pflegen sie miteinander zu anastomosieren. Diese queren Anastomosen stehen in vielen Fällen durch eine Verzweigung in direkter Verbindung mit der medianen Kolossalfaser. Es scheint, als ob zwischen diesem verwickelten Anastomosenkomplex und der Wurzel des Doppelnervs ein Zusammenhang vorhanden wäre. In der mittleren Körperregion selbst konnte Friedländer trotz mannigfacher Bemühungen das Einmünden von Ganglienzellfortsätzen in die Neurochorde niemals konstatieren. Er ist endlich auch der Meinung, daß alle drei Kolossalfasern im Unterschlundganglion in Ganglienzellen übergehen. Am Schlusse dieser Untersuchungen gelangt der Autor zu der Anschauung, daß die Neurochorde zweifellos nervöse Gebilde sind, deren Hüllen die Fähigkeit besitzen, bei allzu starken Kontraktionen des Wurmes Knickungen des Bauchmarkstranges hintanzuhalten.

In der nächsten Arbeit, die aus dem Jahre 1889 stammt und „Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden“ betitelt ist, beschreibt Friedländer vor allem die Neurochorde von *Mastobranchus*. Auch diese haben wie die Kolossalfasern des Regenwurmes ihre Ursprungsstätten in Ganglienzellen des Bauchmarks, welche der Autor „Neurochordzellen“ nennt. Doch nicht bloß hierin, sondern auch in bezug auf die Hüllen stimmen die Neurochorde des *Mastobranchus* mit denen des Regenwurms überein. Friedländer beschränkte seine Untersuchungen jedoch nicht bloß auf das genannte Tier, sondern stellte auch vergleichende Studien an mehreren Anneliden, an einigen Crustaceen sowie an den markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere an. Auf Grund seiner dabei gemachten Beobachtungen behauptet der Autor folgendes: Die Neurochorde der Anneliden, die Nervenröhren der Crustaceen, ja vielleicht der Arthropoden überhaupt sowie die markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere sind aller Wahrscheinlichkeit nach homologe Gebilde. Schließlich korrigiert er noch seine in der letzten Arbeit niedergelegten Angaben über die Funktion der Kolossalfasern, denen er diesmal neben der Funktion, als Stütze des Bauchmarks zu dienen, noch die Aufgabe zuschreibt, die plötzliche Kontraktion aller Körpersegmente,

insbesondere jedoch das blitzschnelle Zurückziehen des Wurmes in seine Erdröhren auszulösen.

Im scharfen Gegensatze zu FRIEDLÄNDER steht bezüglich der Auffassung der Funktion der Neurochorde VON LENHOSSÉK. In seiner Arbeit „Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus“ (1892), drückt er sich diesbezüglich wie folgt aus: „Im dorsalen Teile des Bauchmarks verlaufen ungeteilt und ungegliedert der ganzen Länge nach die drei rätselhaften Gebilde, die seit LEYDIG bis auf die neuesten Autoren auf diesem Gebiete, wie FRIEDLÄNDER und B. HALLER als riesige Nervenfasern aufgefaßt werden. Auf die GOLGIsche Methode reagieren diese Stränge nie, sie bleiben ungefärbt, selbst wenn sich alle Fasergebilde des Markes, von den gröbsten Stammfortsätzen bis zu den feinsten Dendritenverästelungen schwärzen. Von einer homogenen oder leicht körnigen Masse gebildet, erscheinen sie von einer derben, an keiner Stelle eröffneten Scheide umschlossen und laufen im proximalen wie distalen Körperende zugespitzt aus. Ich möchte mich daher auf Grund meiner Beobachtungen mit aller Entschiedenheit denjenigen Forschern anschließen (CLAPARÈDE, KOWALEWSKY, VEJDOVSKÝ, PERRIER u. a.), die die nervöse Natur dieser „Neurochordzylinder“ in Abrede stellen.“

Auch G. RETZIUS leugnet die nervöse Natur der Neurochorde. In seinen Untersuchungen über das Nervensystem der Lumbricinen sagte er hierüber folgendes: „In betreff der übrigen in die Zusammensetzung des Bauchstranges eingehenden Teile stimme ich VON LENHOSSÉK darin bei, daß die drei Kolossalfasern oder Neurochorden kaum wie andere Nervenfasern aufgefaßt werden können. Nie sieht man dieselben sich verzweigen, nie aus Zellen entspringen. Sie färben sich nicht durch die GOLGIsche Methode; nur ihre Scheide färbt sich teils in einer unregelmäßig-faserigen Zeichnung, teils mit einer scharf ausgeprägten Feldermosaik, welche auf eine Zusammensetzung der fraglichen Scheidenschicht aus Endothelzellen hinweist (Taf. I, Fig. 3).“

Schon zwei Jahre später (1894) erschien FRIEDLÄNDERS Abhandlung „Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurms“, in welcher er sich zuerst gegen VON LENHOSSÉK und RETZIUS wendet. Der Autor weist nun in erster Linie nach, daß, wie VON LENHOSSÉK in einer seiner Arbeiten zugestanden hat, das Vorhandensein einer Markscheide den Eintritt der GOLGIschen Färbemethode erschwert, zuweilen sogar gänzlich verhindert. Um den zweiten Einwand zu widerlegen, weist der Autor auf seine

beiden früheren Arbeiten hin, in denen er mannigfache Verzweigungen der Kolossalfasern beschrieben und in mehreren Abbildungen dargestellt hat. Um jeden Zweifel zu beheben, bringt FRIEDLÄNDER nunmehr zahlreiche Photographien von solchen Seitenästchen und deren Verbindungen mit Ganglienzellen. Er hatte Gelegenheit, an vielen seiner Präparate zu konstatieren, daß die Neurochorde keinesfalls mit dem zuhinterst gelegenen Zusammenhang mit Ganglienzellen schon ihren Abschluß finden, sondern daß sie noch ein Stückchen darüber hinaus zu verfolgen sind. Dies hatte er allerdings bereits früher in einigen Fällen beobachtet. Während er es aber damals für eine Ausnahme hielt, gewann er diesmal die Überzeugung, daß diese Erscheinung in allen Fällen regelmäßig zu konstatieren sei. Natürlich kommen auch da alle möglichen Variationen vor. Die Hülle der Kolossalfasern geht auch auf die Verzweigungen über und umscheidet dieselben ein Stückchen weit. Dort, wo die Scheide aufhört, gabelt sich das Seitenästchen in einen rechten und einen linken Zweig. Da die Ganglienzellen, deren Fortsätze den Inhalt der „Neuralkanäle" bilden, in so zahlreichen Fällen bipolar sind, hält es der Autor für höchstwahrscheinlich, daß dies immer zutrifft. FRIEDLÄNDER konnte auch in dieser Arbeit komplizierte Anastomosen aller drei Kolossalfasern mit den dazu gehörigen Ganglienzellfortsätzen einerseits sowie mit der zweiten Wurzel des Doppelnerven andrerseits beobachten. Sodann bespricht er abermals ausführlich die Hülle der Neurochorde, wobei er behauptet, daß dieselben markhaltig seien, ja man könne sogar annehmen, daß das Bauchmark vorwiegend aus markhaltigen Fasern bestehe.

Endlich wären noch FRIEDLÄNDERS Versuche „Über die Regeneration herausgeschnittener Teile des Zentralnervensystems von Regenwürmern" (1895) anzuführen. Er studierte hauptsächlich die Regeneration jener Stückchen des Bauchstranges, die er unmittelbar hinter dem Clitellum entfernt hatte und fand dabei, daß sich die Kolossalfasern in den nachgewachsenen Teilen vielfach in Seitenäste aufspalten. Ein Querschnitt durch eine solche regenerierte Partie zeigt, daß nicht mehr drei Kolossalfasern vorhanden sind, sondern daß deren viele entstanden sind. Die regenerierten Verzweigungen der Neurochorde unterscheiden sich von den normalen in wesentlichen Punkten. Jene besitzen nämlich vor allem einen viel größeren Durchmesser als diese. Während ferner die normalen nach ihrem Austritte aus den Kolossalfasern schräg ventralwärts ziehen, verlaufen die regenerierten Seitenäste mehr oder minder parallel zu ihren Hauptästen in der Richtung des nachwachsenden

Stückes. Was mit ihnen dann weiter geschieht, darüber weiß der Autor nichts zu berichten. Zwischen den Kolossalfasern und deren Seitenästen kommen alle denkbaren Anastomosen vor. Friedländer hat seine Untersuchungen auch auf regenerierte Vorder- und Hinterenden ausgedehnt. In diesen Körperregionen fand er ähnliche Aufspaltungen wie in den vorhin besprochenen Partien. Der Autor konnte an vielen seiner Schnittserien beobachten, wie sich eine Kolossalfaser in zwei spaltete, die beiden Teiläste eine Strecke weit parallel nebeneinander hinliefen, um endlich wieder in ein Neurochord zu verschmelzen, eine Tatsache, die ja, wie oben erwähnt, schon A. Collin bei *Criodrilus lacuum* konstatieren konnte. Die regenerierten Partien des Bauchmarks sind auffallenderweise sehr arm an Ganglienzellen, um so häufiger treten dagegen die sogenannten Neurochordzellen auf. Zumeist überragen dieselben alle übrigen Ganglienzellen bedeutend an Größe. Wiewohl der Autor eine Verbindung zwischen Kolossalfasern und Ganglienzellen an diesen Stellen nicht nachweisen konnte, so deute doch immerhin das Vorhandensein jener „Neurochordzellen" darauf hin, daß hier ein Zusammenhang bestehen müsse.

Cerfontaine stimmt in seiner Arbeit „Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre" (1892) Friedländer vollständig bei und berichtet über einige neue Befunde. Während die beiden lateralen Kolossalfasern aus in der hinteren Körperregion gelegenen Ganglienzellen hervorgehen und gegen vorne verlaufen, verhält sich die mediane umgekehrt. Die beiden lateralen Neurochorde entsenden in jedem Ganglion je ein Seitenästchen hinter dem einfachen und Doppelnerven, die mittlere im Niveau des Doppelnerven. Diese Abzweigungen stehen entweder mit anderen Elementen des Bauchmarkes in Verbindung oder streben durch die Seitennerven peripheriewärts. In Übereinstimmung mit Friedländer ist der Autor der Ansicht, die Funktion der Kolossalfasern bestehe darin, eine gleichzeitige Kontraktion aller Körpersegmente zu bewirken.

Wie St. Apáthy in seiner umfangreichen Abhandlung „Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen" mitteilt, sah er „die stärkeren Primitivfibrillen in Frontalschnitten besonders deutlich (aber auch in transversalen oft sehr schön) an verschiedenen Punkten aus dem Neurochord durch dessen dicke Gliascheide austreten und in der faserigen Masse in transversaler Richtung eine Strecke weiter gehen". Leider hat der Autor keinen dieser Schnitte abgebildet.

Havet bestätigt in seiner Arbeit „Structure du Système nerveux des Annélides Nephelis, Clepsine, Hirudo, Lumbriculus, Lumbricus“ die Angaben von G. Retzius und von Lenhossék, ohne etwas auf unsere spezielle Frage bezügliches Neues zu berichten.

Die neueste hierher gehörige Arbeit sind Krawanys „Untersuchungen über das Zentralnervensystem des Regenwurms“ (1905). Dieser Autor hat mit großem Fleiße unter Anwendung der Methylenblaumethode das Zentralnervensystem von *Eisenia foetida* untersucht. Mit den Neurochorden jedoch scheint er sich weniger befaßt zu haben. Nur an einer einzigen Stelle erwähnt er kurz, daß er zwischen den zwei lateralen Kolossalfasern Anastomosen sowie auch abgehende Neurochordseitenästchen gefunden habe.

Material und Behandlungsmethoden.

Die ersten Würmer, die ich zu meinen Untersuchungen verwendete, stammten von Linz a. D. Dorthin unternahm ich im Mai des Jahres 1907 eine Exkursion, um in den stagnierenden Armen der Donau das nötige Untersuchungsmaterial zu sammeln. Jedoch erst nach mehrtägiger Arbeit fand ich an einer Stelle — es war dies der sogenannte Holobederer-Graben, in welchem Herr Professor Hatschek vor 32 Jahren *Criodrilus* entdeckte — etwa ein Dutzend Würmer und eben so viele Kokons.

Doch die vielen Hundert anderen Würmer, die von mir untersucht wurden, sammelte ich in den Altwässern der Donau bei Wien, woselbst nach mündlichen Angaben Herrn Universitätsprofessor Dr. Berthold Hatschek und Herrn Handelsakademieprofessor Karl Wessely schon vor vielen Jahren Fundstellen des *Criodrilus* bekannt waren. In den allerletzten Jahren jedoch schien der Wurm daselbst völlig ausgestorben zu sein, da er trotz mannigfacher Versuche nicht gefunden werden konnte. Nach mehrmonatlichem Einsammeln aber konnte ich konstatieren, daß *Criodrilus* dort wieder an allen Stellen, besonders zahlreich jedoch im sogenannten Kaiserwasser, beim Gänsehäufel und im Heustadelwasser vorkommt. Die Würmer waren damals gerade in die überschwemmten Auen ausgewandert, um dort ihre Kokons abzulegen. Die Laichzeit scheint in den Wiener Altwässern der Donau von Anfang Juni bis Ende Juli zu dauern. Die Kokons sind bis zu mehreren Dutzend in einem Büschel an Wasserpflanzen angeheftet oder zwischen den Schalen von *Dreissensia polymorpha Pall.* befestigt. In den schon verlassenen Eihüllen schlagen Larven von verschiedenen Wasserinsekten ihre Wohnstätten auf.

Die eingesammelten Kokons wurden teilweise konserviert, zum großen Teile aber gab ich sie in ein gut durchlüftetes Aquarium, auf dessen Boden sich eine mäßige Schichte von Donauschlamm befand. Nach kurzer Zeit schon schlüpften die Embryonen aus. Ich konnte die selbstgezogenen Würmer über ein Jahr frisch erhalten; doch wuchsen sie nur sehr langsam und erlangten nicht die Größe der Tiere, wie sie in der Freiheit vorkommen. Im Frühling krochen sie unruhig im Aquarium umher; zum Laichen kam es aber bei ihnen nicht.

Auch im Herbst 1907 und in dem darauffolgenden Winter konnte ich größere Quantitäten einsammeln. Trotz der großen und anhaltenden Kälte jenes Winters hatten sich die Tiere kaum einen halben Meter in den Schlamm zurückgezogen.

Die zur Konservierung bestimmten Tiere wurden so lange in ganz reinem Wasser gehalten, bis sie ihren Darminhalt völlig ausgestoßen hatten, was bei kleineren Formen 3—6, bei größeren 10 bis 14 Tage dauerte, dann waren sie zur Weiterbehandlung geeignet.

Vor dem Konservieren betäubte ich die Würmer anfangs mit 10%igem Alkohol. Doch da dieser zu starke, krampfartige Kontraktionen der Ringmuskulatur verursachte, benützte ich später zur Lähmung Chloroform in der von Collin (pag. 474) angegebenen Weise. Vollkommen gestreckt aber erhält man die Tiere, wenn man statt Chloroform eine 1%ige Cocainlösung dem Wasser zusetzt.

Als ich mit meinen Untersuchungen begann, hoffte ich nach der Lektüre der einschlägigen Literatur durch die Methylenblaufärbung besonders scharfe und instruktive Bilder von den Kolossalfasern zu erhalten. Doch erwiesen sich meine Hoffnungen leider als Täuschungen. Meine mehrmonatlichen Versuche mit dieser Methode, die ich nach allen möglichen Richtungen variierte, blieben erfolglos. Auch mit der Golgischen und der Ramón y Cajalschen Methode gelangte ich zu keinem befriedigenden Resultate.

Ich war deshalb gezwungen, meine Erwartungen auf die gebräuchlichsten Konservierungsflüssigkeiten (wie Müllers Gemisch, Perényische Flüssigkeit, Tellyesniczkysches und endlich Zenkersches Gemisch) zu setzen. Als brauchbar bewährte sich einzig und allein eine Sublimat-Kochsalzlösung (70 *g* Sublimat, 6 *g* Kochsalz und 1000 cm^3 Aqua destillata); ein Zusatz von Essigsäure ist zu vermeiden.

Eingebettet wurde in Paraffin, zur Kontrolle jedoch auch in Celloidin. Wo es sich darum handelte, die Verbindung der Gan-

glienzellen mit den Neurochorden möglichst ganz auf einem Schnitte zu erhalten, zerlegte ich die konservierten Stückchen in 10—15 μ dicke Schnitte, zum Studium struktureller Details aber verwendete ich Schnitte von 4·5—6 μ. Die Schnitte wurden in transversaler, sagittaler und frontaler Richtung geführt.

Von den Färbemethoden leistete mir die Dreifärbung: Delafields Alaunhämatoxylin, Säurefuchsin und Orange G sehr gute Dienste. In ausgiebigster Weise und mit den besten Erfolgen machte ich von der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinmethode — ohne jede Nachfärbung — Gebrauch. Recht deutliche und überzeugende Bilder lieferte mir die von Mallory zusammengestellte Färbeflüssigkeit, die ich nach der von Kodi angegebenen Modifikation in Anwendung brachte. Diese Farblösung besteht aus:

Aqua destillata	100 cm^3
Chloralhydrat	1 g
Hämatoxylin	1 „
Phosphormolybdänsäure	1 „

Das Protoplasma der Ganglienzellen tingiert sich bei dieser Methode gentianaviolett, die Nervenzellfortsätze blauviolett, die Hüllen der Neurochorde und deren Seitenästchen dunkelblau, die Neurofibrillen ebenfalls dunkelblau bis fast schwarz.

Ursprung und Verlauf der Neurochorde.

Indem ich nun zur Besprechung meiner speziellen Untersuchungen übergehe, will ich zunächst schildern, wo und wie die Kolossalfasern beginnen und welchen Verlauf sie sodann nehmen. Die zu beschreibenden Neurochorde verlaufen in der Längsrichtung des Tieres und liegen unter normalen Verhältnissen stets im dorsalen Teile des Bauchmarkes; ihre Zahl beträgt gewöhnlich drei; zwei laterale liegen symmetrisch zu einer medianen, die etwas näher gegen die Dorsalseite des Bauchstranges gerückt erscheint. Ganz anders verhalten sich die Kolossalfasern in regenerierten Körperpartien. Ich will mich vor allem mit den normalen Neurochorden befassen, um erst nachher die Regenerationserscheinungen derselben zu erörtern.

Wenden wir uns zuerst der medianen Kolossalfaser zu. Diese tritt schon in der Mitte des ersten Drittels des Unterschlundganglions als äußerst zartes Fäserchen auf. Im weiteren Verlaufe jedoch gewinnt sie rasch an Dicke und erreicht nach vielfachen Schwankungen etwa im zwanzigsten Segmente ihren größten Durch-

messer, der, abgesehen von kleineren Einschnürungen bis etwa zu Beginn des fünfzehnten Segments, vom Hinterende aus gezählt, konstant bleibt. Von da beginnt sie wieder ziemlich schnell an Durchmesser einzubüßen und endigt schließlich im letzten Drittel des hintersten Ganglions blind in einer feinen Spitze.

Etwas anders verhalten sich in dieser Beziehung die beiden lateralen Kolossalfasern. Sie beginnen erst am Ende des ersten Drittels des Unterschlundganglions als ganz feine Fäserchen, die ebenso wie das mediane Neurochord in diesem Ganglion noch von äußerst dünnen Hüllen umgeben sind. Von da nehmen sie dann allmählich, aber stetig an Durchmesser zu, um im fünfundzwanzigsten Segmente endlich das Maximum desselben zu erreichen. Doch stehen sie der medianen Kolossalfaser unter normalen Verhältnissen stets an Querschnittsdimensionen nach; allerdings ist der Unterschied in manchen Fällen kaum merklich. Durch die ganze mittlere Körperregion behalten sie den erlangten Durchmesser bei. Erst im Hinterende — etwa fünf Segmente später als die mediane Kolossalfaser — schicken sie sich an, sich rasch zu verjüngen, um gleichfalls im letzten Drittel des äußersten Ganglions der hinteren Körperregion in einer ganz dünnen Spitze ihren Abschluß zu finden. Die Neurochorde reichen also vom letzten Ganglion des Hinterendes bis ins Unterschlundganglion, ohne jedoch in die Schlundkommissur emporzusteigen.

Trotz vielfacher Versuche — ich führte sowohl durch das Vorder- wie Hinterende eine größere Zahl von Schnitten in transversaler, sagittaler und frontaler Richtung — ist es mir leider nicht gelungen, einen Übergang der Neurochordenden in Ganglienzellen mit der wünschenswerten Deutlichkeit nachweisen zu können. Nach der Durchsicht von vielen Präparaten schien es mir, als ob die beiden lateralen Neurochorde aus Ganglienzellen des äußersten Hinterendes entsprängen. Dort treten nämlich diese Zellen in so großer Zahl ganz dicht aneinander gedrängt auf, daß sie sozusagen eine Abschlußkappe bilden, aus welcher zahlreiche Ganglienzellfortsätze gegen die Anfangsstelle der lateralen Neurochorde zustreben. Aller Wahrscheinlichkeit nach tritt einer dieser Fortsätze — oft sah ich einen solchen ganz nahe an das Ende der lateralen Kolossalfasern herantreten — in das Neurochord ein. Mit voller Gewißheit aber kann ich dies nicht behaupten.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei der medianen Kolossalfaser. Auch da konnte ich beobachten, wie im letzten Ganglion des Hinterendes bis unmittelbar an die zarte Spitze des

Neurochords der Ausläufer einer Ganglienzelle aus dieser „Abschlußkappe“ herankam. Es handelte sich oft nur um die Überbrückung einer winzigen Lücke und die Verbindung wäre hergestellt. Doch blieb es mir versagt, diesen Übergang klar und deutlich ermitteln zu können.

Dies scheint im folgenden seinen Grund zu haben. Die genannten Zellausläufer liegen auf einem anderen Schnitte als die äußerst dünnen Enden der Neurochorde; deshalb ist es, wie ich glaube, fast unmöglich, Irrtümern aus dem Wege zu gehen. Bei der größten Achtsamkeit kann man den Übergang des Ganglienzellfortsatzes in die Kolossalfaser übersehen. Nach allem jedoch, was ich an meinen Präparaten sah, neige ich zu der Ansicht, daß auch die mediane Kolossalfaser aus einer Nervenzelle hervorgeht, die im letzten Ganglion des Hinterendes gelegen ist.

Regeneration der Neurochorde.

Ohne gerade Regenerationsversuche anstellen zu müssen, hatte ich in zahlreichen Fällen Gelegenheit, das Verhalten der Kolossalfasern in regenerierten Körperpartien genau studieren zu können. Es besaßen nämlich nahezu 90% der Würmer, die ich einsammelte, schon regenerierte Hinterenden. Manche Tiere hatten sogar die Hälfte ihres ganzen Körpers neugebildet. Schon Hoffmeister war ja die bewundernswerte Regenerationsfähigkeit des *Criodrilus* aufgefallen. In dem oben erwähnten Werke sagt er: „Exemplare mit neuen Schwänzen, an der frischen roten Farbe und größeren Dünne kenntlich, werden häufig gefunden.“

Während im normalen Bauchmarke, wie ich schon oben sagte, stets bloß drei Kolossalfasern vorzukommen pflegen, steigt diese Zahl in regenerierten Körperpartien bis auf das Doppelte. Im allgemeinen verlaufen auch im Regenerate die Kolossalfasern im dorsalen Teile des Bauchstranges; manchmal jedoch verlagert sich eines dieser Neurochorde hinab in die ventrale Hälfte des Bauchmarkes. Ein Unterschied in den Hüllen der normalen und neugebildeten Neurochorde ist — wenigstens bei den von mir angewendeten Methoden — nicht zu konstatieren.

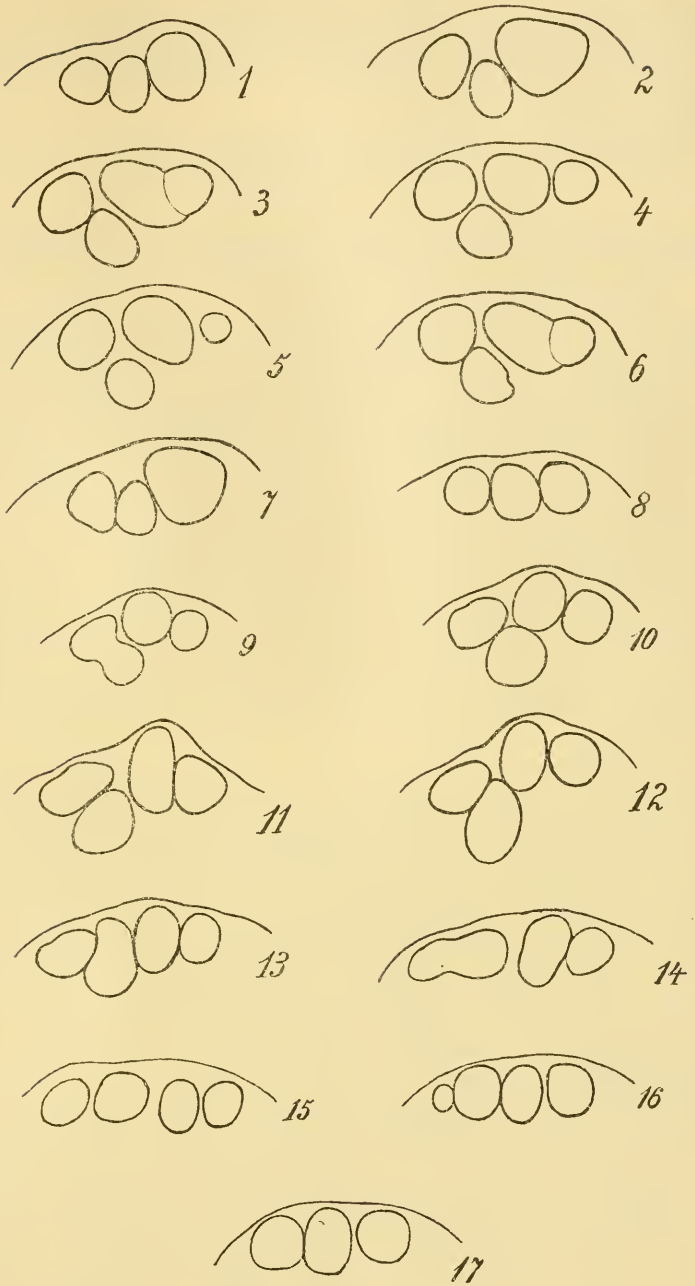
Da nun die regenerierten Kolossalfasern trotz ihres zahlreichen Auftretens den Durchmesser der normalen zu erreichen suchen, müssen sie den ihnen zugewiesenen Platz möglichst zweckmäßig ausnützen. Jede Kolossalfaser sucht tunlichst an Durchmesser zu gewinnen. Das benachbarte Neurochord aber, welches das Gleiche erreichen will, hindert sie entweder daran oder verdrängt sie sogar

nicht selten vollständig. Ein Schnitt durch eine solche Körperregion bietet oft ein gar merkwürdiges Bild. Ich hatte Gelegenheit, zahlreiche ganz sonderbare Verlagerungen und Aufspaltungen zu beobachten. Es sei mir nun gestattet, in Kürze einen besonders interessanten Fall zu beschreiben, der durch die Textfigur A veranschaulicht wird.

Von den drei Neurochorden wird das rechte auf einmal dicker. es braucht jetzt mehr Platz und muß deshalb die mittlere Kolossalfaser aus ihrer Lage verdrängen (Fig. 1). Diese nun ist gezwungen, der stärkeren zu weichen und rückt ein Stückchen gegen die Ventralseite des Bauchstranges hinab (Fig. 3—6). In dem Moment nun, wo das rechte Neurochord ungefähr den doppelten Durchmesser des mittleren erreicht hat, beginnt es sich in zwei Äste zu teilen; es schnürt nach außen zu einen kleineren Seitenast ab (Fig. 3 und 4). Dieser verläuft parallel zu seinem Hauptaste, verjüngt sich sehr rasch und verschmilzt endlich wieder mit diesem (Fig. 7). Die rechte Kolossalfaser nimmt an Durchmesser wieder ab, die mediane tritt an ihre alte Stelle zurück. In Fig. 8 sehen wir nur mehr drei Kolossalfasern in fast gleicher Höhe nebeneinander. Dieser Zustand bleibt jedoch nicht lange bestehen. Schon einige Schnitte weiter beginnt sich die linke Kolossalfaser gabelig aufzuspalten (Fig. 9); ihr Nebenast liegt gegen das Zentrum des Bauchmarkes zu und wird rasch dicker.

Schon die nächste Figur (10) zeigt uns, daß er den Hauptast an Durchmesser übertrifft. Die mediane Kolossalfaser, welche schon zu Beginn der Aufspaltung des linken Neurochords etwas in die Höhe steigen mußte, wird jetzt sogar von beiden Seiten zusammengedrückt und muß sich deshalb nach oben verlängern (Fig. 11). Nun verläßt der Nebenast der linken Kolossalfaser seine Lage — er hat jetzt schon eine ziemliche Dimension erreicht — und schickt sich an, sich zwischen seinem Hauptast und dem medianen Neurochord einzuschieben (Fig. 12). Dadurch drängt er den Hauptast weiter gegen die laterale Seite, während er die mediane Kolossalfaser stark zusammendrückt. Allerdings büßt er selbst hierbei an Durchmesser ein. Nachdem er nun auf gleiche Höhe mit seinem Hauptaste gelangt ist (Fig. 13), verschmelzen beide zu einem Neurochord. Doch diese neue Vereinigung währt nur eine kurze Strecke. Schon Fig. 14 stellt den Beginn einer abermaligen Teilung der linken Kolossalfaser dar. Es treten hierauf nebeneinander zwei linke Neurochorde auf, von denen das äußere kleiner ist als das innere. Das erstere verjüngt sich rasch und geht schließlich in die benachbarte

Textfigur A.



Kolossalfaser über. Das Schlußbild (Fig. 17) ist mit dem Anfangsbild (Fig. 1) wesentlich gleich.

In einem anderen Regenerate konnte ich beobachten, wie die Aufteilung einer mittleren Kolossalfaser durch ein von einer dichten Hülle gebildetes Röhrchen in eine Ganglienzelle überging, die auf der Ventralseite ungefähr in der Medianebene des Bauchmarkes lag (Taf. I, Fig. 18).

Zum Schlusse will ich noch bemerken, daß ich auch in regenerierten Vorderenden ähnliche Verhältnisse vorfand.

Zusammenhang der Neurochordverzweigungen mit Ganglienzellen.

Nach der Schilderung des Verlaufes der normalen und regenerierten Kolossalfasern wende ich mich jetzt zur Besprechung der Verbindung der Neurochordabzweigungen mit Ganglienzellen. Um diese Verhältnisse genauer studieren zu können, führte ich Quer-, Frontal- und Sagittalschnitte durch alle Körperregionen. Zum Vergleiche untersuchte ich auch erst wenige Millimeter lange Würmer, die eben aus ihren Kokons ausgeschlüpft waren. Sowohl bei den adulten als auch bei den ganz jungen Tieren konnte ich mit voller Gewißheit feststellen, daß in allen Körperregionen, vom Unterschlundganglion angefangen bis zum letzten Ganglion im äußersten Hinterende, Fortsätze von Ganglienzellen in genau bestimmter Anordnung in die Neurochorde eintreten. Die für jedes Ganglion gleichartige, spezifische Anordnung möge im folgenden charakterisiert werden.

Die beiden lateralen Neurochorde geben in jedem Ganglion unmittelbar hinter jeder Nervenwurzel in symmetrischer Anordnung je ein Seitenästchen ab, das ausnahmslos mit einer Ganglienzelle des medioventralen Nervenzellagers in Verbindung steht. Auf glücklich geführten Sagittalschnitten sieht man, daß diese Abzweigungen unter einem ziemlich spitzen Winkel aus der Kolossalfaser austreten (Taf. I, Fig. 14 und 15). Die Öffnung dieses Winkels, den ich auf etwa 20—30° schätze, ist gegen das Vorderende zugewendet. Da nun diese Gebilde zur Längsachse des Wurmes nicht senkrecht stehen, sondern zu ihr schräg verlaufen, ist es ganz unmöglich, dieselben vollständig auf einem einzigen Querschnitte zu erhalten. Nur wenn dieser Schnitt nicht genau senkrecht zur Längsachse des Tieres, sondern etwas schräg geführt wurde, kann man einen großen Teil des Seitenästchens auf einer einzigen Fläche beobachten (Taf. I, Fig. 4 und 5). Auf solchen Schnitten kann man nun sehr gut den Verlauf dieser Abzweigungen studieren. Das Ziel der Seitenästchen liegt im medioventralen Nervenzellager; auf dieses steuern sie anfangs schnurgerade zu. Nachdem sie aber einen

Weg zurückgelegt haben, der ungefähr dem Doppelten bis Dreifachen des Durchmessers ihrer Kolossalfaser gleichkommt, verlassen sie diese gerade Richtung und beginnen sich mannigfach zu schlängeln, um dann endlich doch mit ihrer Ganglienzelle in Verbindung zu treten. Sie sitzen mit einer breiten Basis an dem Neurochord an, verjüngen sich aber während ihres Verlaufes rasch, so daß bei der Übergangsstelle in die Nervenzelle ihr Durchmesser nur mehr unmerklich größer ist als der des Ganglienzellfortsatzes.

Im Niveau des mittleren Seitennerven zweigt ebenfalls in jedem Ganglion von den lateralen Neurochorden in genau symmetrischer Anordnung je ein Seitenästchen ab, das ich aber niemals in eine Ganglienzelle des Bauchstranges übergehen sah. Dasselbe schlägt allerdings anfangs geradeso wie die eben beschriebenen Abzweigungen die Richtung gegen die Mitte der Ventralseite des Bauchmarkes ein, biegt jedoch an der Stelle, wo sich jene zu schlängeln beginnen, fast rechtwinklig um und verjüngt sich im weiteren Verlaufe sehr rasch. Von jetzt an strebt es gegen die Wurzel des mittleren Seitennerven und scheint durch diese hinauszutreten, um sich mit peripheren Elementen in Verbindung zu setzen. Mit voller Gewißheit kann ich dies wohl nicht behaupten, doch konnte ich an so zahlreichen Präparaten beobachten, wie sich diese Erscheinung immer wieder an derselben Stelle in gleicher Weise wiederholte, daß ich mich zu dieser Annahme berechtigt glaubte.

Die mittlere Kolossalfaser dagegen entsendet im Niveau eines jeden Seitennerven Abzweigungen. Entweder gibt sie ein einziges Seitenästchen ab, das sich kurze Zeit nach seinem Austritte aus dem Neurochord in ein linkes und ein rechtes Nebenästchen gabelig teilt (Taf. I, Fig. 6), oder es zweigen von ihr gleich von allem Anfange zwei streng symmetrisch gelegene Seitenästchen ab (Taf. I, Fig. 7). Alle diese Verzweigungen schlagen anfangs mehr die Richtung gegen die lateralen Seiten des Bauchstranges ein, biegen jedoch dann in einer scharfen Kurve gegen die Medianebene um und treten ohne Ausnahme mit Nervenzellen des medioventralen Ganglienzellagers in Verbindung. Auf einem durch diese Gebilde geführten Sagittalschnitt kann man bemerken, daß diese Seitenästchen nicht wie die der lateralen Neurochorde unter einem spitzen Winkel aus ihrer Kolossalfaser austreten, sondern daß ihr Abgangswinkel nahezu ein rechter ist.

Dies ist das gewöhnliche Verhalten, dem nur wenige Ausnahmen gegenüberstehen. Die Seitenästchen nehmen nämlich nicht

immer den geschilderten Verlauf, sondern gehen zuweilen mit den Nebenästchen der Nachbarkolossalfasern Anastomosen ein, die oft sehr verwickelt erscheinen. Die Fig. 16 der Tafel I veranschaulicht uns beispielsweise einen recht komplizierten Anastomosenkomplex. Das Seitenästchen des medianen Neurochords teilt sich gabelig in zwei Nebenästchen. Eines derselben mündet in das Seitenästchen der linken Kolossalfaser, das, nachdem es einen Seitenzweig abgegeben hat, sich mit einer Ganglienzelle in Verbindung setzt. Das andere Nebenästchen der medianen Kolossalfaser geht direkt in eine Nervenzelle über. Diese geschilderte Erscheinung ist aber entschieden bloß atypisch.

Auf manchen fast senkrecht zur Längsachse des Tieres geführten Querschnitten sind die Seitenästchen so getroffen, daß sie bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck von ganz dünnen Neurochorden erwecken. Ein solcher Querschnitt hat auf den ersten Blick viel Ähnlichkeit mit einem Querschnittsbild aus regenerierten Körperpartien. Doch bei genauerem Zusehen kann man sich bald überzeugen, daß mancherlei Unterschiede vorhanden sind. Der Durchmesser dieser an die Neurochorde erinnernden Gebilde erreicht niemals den der wirklichen Kolossalfaser. Während ferner die Seitenästchen der Neurochorde stets eine sehr dünne Hülle besitzen, sind die Kolossalfasern und ihre Aufspaltungen von einer mächtigen Scheide umgeben. Ein Hauptunterschied jedoch besteht in folgendem. Wie wir schon erfahren haben, gehen alle Seitenästchen der Neurochorde mit Ausnahme jener, die peripheriewärts zu streben scheinen, in Ganglienzellen über. Ganz anders die Produkte der Kolossalfasern nach Regeneration. Diese setzen sich niemals mit Ganglienzellen in Verbindung. Nur in einem einzigen Falle konnte ich beobachten, wie eine Aufspaltung einer regenerierten Kolossalfaser in eine Ganglienzelle überging (Taf. I, Fig. 18).

Fragen wir uns nun nach dem feineren Bau der Seitenästchen. Bei Durchsicht meiner Schnittserien kam ich zu der Ansicht, daß dieselben eigentlich nach dem Schema einer Röhre gebaut sind, einer Röhre, deren Mantel aus einem dicht angeordneten Hüllgewebe besteht, während das Innere von einer homogenen, plasmatischen Masse ausgefüllt ist. Die Achse dieses Röhrchens wird von einem Neurofibrillenbündel gebildet, woraus hervorgeht, daß es sich hier zweifellos um eine nervöse Substanz handelt.

Was nun die Umscheidung der Seitenästchen anbelangt, so scheint sie aus denselben Elementen zu bestehen, wie die Kolossalfaserhülle. Ich fand, daß an der Bildung beider Scheiden neben

einzelnen sehr großen Zellen noch zahlreiche viel kleinere Anteil nehmen. Jene — die großen — erreichen die Dimensionen von kleinen Ganglienzellen und liegen einerseits in dem oberen Zwickel zwischen den Neurochorden und dem Neurilemm (Taf. I, Fig. 8 und 13), andrerseits sitzen sie an der Basis eines jeden Seitenästchens. Ich war anfangs der Meinung, daß sie dem mesodermalen Bindegewebe angehören, wie dies SCHNEIDER für ähnliche Gebilde der Kolossalfaserhülle bei *Lumbricus* annimmt. Doch kam ich später zu der Ansicht, daß es sich hier wohl um gliöse Elemente handelt. Wenn diese Zellen auch nicht ganz dem Typus der Gliazellen entsprechen, so erwiesen sie sich doch zweifellos als solche dadurch, daß sie echte, mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzbare Gliafasern entsenden. Deshalb möchte ich sie im Einklange mit JOSEPH, der ähnliche Zellen in den oberen Zwickeln zwischen den Kolossalfasern und dem Neurilemm bei *Lumbricus* fand und für gliös hielt, der Neuroglia zurechnen. Ich will nun die von mir gefundenen Zellen als Scheidenzellen bezeichnen und sie des näheren beschreiben.

Die eine Art dieser Zellen liegt, wie ich schon oben sagte, in den Zwickeln zwischen den Neurochorden und dem Neurilemm (Taf. I, Fig. 8 und 13). Ihr Plasmaleib, der sich intensiv mit DELAFIELDS Hämatoxylin tingiert, ist dreizipfelig und gibt gegen beide benachbarten Neurochorde feine Fasern ab, die sich um dieselben in mehreren Schichten anlegen. Der Kern besitzt eine mehr eckige (dreieckige) als runde Gestalt und weist ein bis zwei Nukleolen auf.

Die anderen großen Zellen, welche der Basis eines jeden Seitenästchens ansitzen (Taf. I, Fig. 9, 10 und 11), stimmen strukturell mit den eben beschriebenen vollständig überein. Ihr Plasmaleib ist jedoch in zwei Zipfel ausgezogen (Taf. I, Fig. 11) und stellt sich mit seiner Längsachse in die Richtung des Seitenästchens ein. Diese Zelle entsendet zunächst gegen ihr zugehöriges Neurochord mehrere Fäserchen, welche sich nach rechts und links in konzentrischen Schichten um dasselbe anordnen; andere Faserzüge legen sich an das Seitenästchen an und bilden so, von mehreren kleineren Zellen unterstützt, eine Umscheidung für dieses. Die letztgenannten Fasern sind wellig, scheinen vollkommen glatt zu sein und zeigen keine Neigung, sich zu verästeln und miteinander zu anastomosieren. Viele von ihnen ziehen von der Zelle bis zum Ende der Scheide, während andere kaum die Hälfte dieser Länge erreichen. Neben dicken Fasern kann man auch äußerst zarte Fäserchen beobachten.

Ich möchte nun noch hervorheben, daß solche große Scheidenzellen in allen Körperregionen ausnahmslos an der Abzweigungsstelle eines jeden Seitenästchens der Kolossalfasern vorkommen. Hinzufügen will ich noch, daß bei ganz jungen *Criodrilus*, die ich untersuchte, der Querschnitt dieser großen Zellen nahezu dem der Neurochorde gleichkommt. Die Anordnung dieser Elemente ist dieselbe wie bei erwachsenen Tieren.

Genau dieselben Verhältnisse fand ich bei *Lumbricus* vor, dessen Kolossalfasern ich einer diesbezüglichen Untersuchung unterzog. Ich konnte feststellen, daß nicht nur in den Zwickeln zwischen den Neurochorden und dem Neurilemm eine große Zelle liegt (Joseph), sondern daß sich auch an der Abzweigungsstelle eines jeden Seitenästchens eine solche große Scheidenzelle befindet (Taf. I, Fig. 17).

Ob die vorhin beschriebenen Zwickelzellen bei *Criodrilus* symmetrisch angeordnet sind, konnte ich nicht genau ermitteln.

Die kleinen Zellen nun, welche mit ihren Fäserchen zur Umhüllung der Neurochorde und deren Seitenästchen beitragen, sind typische Gliazellen. Zwischen ihnen und den großen Scheidenzellen gibt es bezüglich der Größe eine Übergangsform von mittleren Dimensionen. Diese mittelgroßen Zellen, die ich auch Scheidenzellen nennen möchte, kommen zerstreut an verschiedenen Stellen der Umscheidung sowohl der Kolossalfasern, als auch deren Seitenästchen vor. Auffallend ist ihre stets symmetrische Anordnung am äußeren Rande der Hüllen der beiden lateralen Neurochorde (Taf. I, Fig. 8).

Das Innere der Seitenästchen ist, wie ich schon oben sagte, mit einer nervösen Substanz erfüllt, die sich färberisch — wenigstens bei den von mir angewendeten Methoden — nicht anders verhält als der Neurochordinhalt. Da es mir nun gelungen ist, zu konstatieren, daß die Achse dieses Röhrchens von einem Neurofibrillenbündel gebildet wird (Taf. I, Figg. 12 und 13), habe ich den unwiderleglichen Beweis erbracht, daß es sich hier zweifellos um eine Substanz nervöser Natur handelt. Diese Neurofibrillen färben sich sehr schön mit Heidenhains Hämatoxylin (Taf. I, Fig. 13), sehr instruktive Bilder erhält man aber bei Anwendung der Mallorvschen Färbeflüssigkeit. Eine recht klare Vorstellung von der Abzweigung der Neurofibrillen gewinnt man durch das Studium glücklich geführter Sagittalschnitte (Taf. I, Figg. 14 und 15). Auf solchen kann man beobachten, daß die Fibrillen nicht erst an der Abgangsstelle des Neurochordseitenästchens abzweigen, sondern daß

ihre Verzweigung früher vorbereitet wurde. Schon ein Stückchen vor der Basis des Kolossalfaserseitenästchens trennt sich die Neurofibrille ab. Ganz allmählich biegt sie ab und geht dann in das für sie bestimmte Neurochordseitenästchen über. Dieses vereinigt sich dann mit einer Nervenzelle. Durch diesen Befund ist es mir also geglückt, genau feststellen zu können, daß die Neurochorde mit Ganglienzellen durch Vermittlung eines plasmatischen Stranges rein nervöser Natur in Verbindung stehen.

Zum Schlusse will ich nun jene Ganglienzellen beschreiben, deren Ausläufer in die eben besprochenen Seitenästchen der Kolossalfasern einmünden. Ich will dieselben nach dem Vorschlage des Herrn Professors Hatschek Neurochordganglienzellen nennen. Mit den übrigen Ganglienzellen verglichen, unterscheiden sie sich kaum von diesen. Sie besitzen eine birnförmige Gestalt und sind stets unipolar. In keinem einzigen Falle konnte ich eine Bipolarität beobachten. Der Kern liegt mittelständig und weist 1—2 Nukleolen auf. In färberischer Beziehung unterscheiden sie sich — soweit die von mir in Anwendung gebrachten Methoden in Betracht kommen — durchaus nicht von allen übrigen Nervenzellen des Bauchstranges. Das, was sie hauptsächlich von den übrigen Ganglienzellen auszeichnet, ist ihre ansehnliche Größe. Auffallend ist auch ihre streng symmetrische Anordnung (Taf. I, Fig. 1). Die Neurochordganglienzellen der lateralen Kolossalfasern liegen genau symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene im medioventralen Ganglienzellager des Bauchstranges (Taf. I, Fig. 1). Ihre Zelleiber konvergieren gegen die Mittelebene, die Zellausläufer wenden sich aber gegen die lateralen Seiten des Bauchstranges und münden nach einigen Schlängelungen in das Neurochordseitenästchen, das ihnen entgegenkommt.

Die Neurochordganglienzellen der mittleren Kolossalfasern liegen ebenfalls genau symmetrisch zur Medianebene im medioventralen Ganglienzellager. Im Gegensatze zu den vorhin beschriebenen Neurochordganglienzellen liegen sie so nahe an der Mittelebene, daß sich ihre Zelleiber berühren. Während dieselben divergieren, biegen die Zellausläufer nach innen zu um und vereinigen sich schließlich mit den zugehörigen Seitenästchen der Kolossalfasern.

In der vorliegenden Arbeit habe ich nun einen neuen Beitrag für den Beweis der nervösen Natur der Kolossalfasern erbracht. Es ist mir gelungen, klar und deutlich feststellen zu können, daß zwischen dem Inhalte der Neurochorde und der Ganglienzellmasse ein Kontinuum von Neurofibrillen die Verbindung herstellt. Ich

kann mich daher mit aller Entschiedenheit jenen Autoren — Leydig (1864), W. C. Mc Intosh (1878), H. Schultze, Langerhans (1880), Spengel (1880), Vignal (1883), Rohde (1882), Hatschek, Friedländer (1888), Cerfontaine (1892) — anschließen, welche behaupten, daß der Neurochordinhalt den Charakter einer nervösen Substanz an sich trage.

Nunmehr kommt die Frage nach der eigentlichen Funktion der Kolossalfasern in Betracht. Schon Cerfontaine hat die Einheitlichkeit dieser Gebilde als Hinweis auf ihre Bedeutung zur Verknüpfung der einzelnen Abschnitte des Nervensystems hervorgehoben. Auch ich möchte meine Ansicht dahin aussprechen, daß diese lückenlos zusammenhängenden Neurochorde die autonomen Ganglien in einen innigeren funktionellen Zusammenhang bringen.

Im höchsten Grade erscheint er mir wahrscheinlich, daß diese Gebilde zu den motorischen Funktionen des Nervensystems in näherer Beziehung stehen, doch ist es klar, daß hier Vermutungen nicht ausreichen und daß nur das Experiment, sei es das direkt veranlaßte oder das zufällig gegebene, die Entscheidung bringen kann.

Zusammenfassung.

Wenn man die Hauptresultate dieser Untersuchung zusammenfaßt, so ergeben sich folgende Tatsachen als die wichtigsten:

1. Die Neurochorde des *Criodrilus*, drei an der Zahl, liegen unter normalen Verhältnissen stets im dorsalen Teile des Bauchmarkes und reichen vom äußersten Ganglion des Hinterendes bis zum Unterschlundganglion, ohne in die Schlundkommissur emporzusteigen. Sie scheinen aus Nervenzellen des letzten Ganglions zu entspringen.

2. In allen Körperregionen besteht ein Zusammenhang der Neurochorde mit Ganglienzellen.

3. Diese Verbindungen treten in ganz bestimmter Anordnung auf.

Die beiden lateralen Neurochorde entsenden hinter jedem Seitennerven in symmetrischer Anordnung je ein Seitenästchen. Die mediane Kolossalfaser dagegen gibt im Niveau eines jeden Seitennerven zwei symmetrisch gelegene Nebenästchen ab. Alle diese Abzweigungen, deren Achse von einem Neurofibrillenbündel gebildet wird, vereinigen sich mit Ganglienzellen. Im Niveau des Mittelnerven tritt ferner aus den lateralen Kolossalfasern, ebenfalls in

symmetrischer Anordnung, je ein Seitenästchen aus, das jedoch peripheriewärts zu streben scheint.

4. Jedes Neurochordseitenästchen enthält eine Abzweigung des Neurofibrillenbündels der Kolossalfasern.

5. An der Bildung der Umscheidung der Neurochorde und deren Seitenästchen beteiligen sich Gliazellen verschiedener Beschaffenheit. Neben kleinen und mittelgroßen, allenthalben an diesen Hüllen zerstreuten Zellen finden sich große bestimmt lokalisierte Zellen, von denen die einen in den Zwickeln zwischen den Neurochorden und dem Neurilemm liegen, die anderen aber regelmäßig an der Basis eines jeden Seitenästchens ansitzen.

6. Auch bei *Lumbricus* tritt an der Abzweigungsstelle eines jeden Neurochordseitenästchens eine solche große Scheidenzelle auf.

7. In regenerierten Körperpartien spalten sich die Kolossalfasern mannigfach auf und verlagern sich sogar in den ventralen Teil des Bauchstranges.

Literaturverzeichnis.

Apáthy St., Erfahrungen in der Behandlung des Nervensystems für histologische Zwecke. I. Mitteilung: Methylenblau. In: Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. IX, 1892, pag. 15—37.

— Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. In: Mitt. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. XII, 1897, pag. 495 bis 748, Taf. 23—32.

Beddard F. E., A Monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895, 769 pag., 5 Taf.

Bergh R. S., Zur Entwicklungsgeschichte des Exkretionssystems bei Criodrilus. In: Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg, Bd. VIII, 1888, pag. 223—248, Taf. XIII und XIV.

Bethe A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

Cerfontaine P., Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 3me Série, Tome XXIII, Nr. 6, pag. 742 bis 752, 3 Taf.

Collin A., Criodrilus lacuum Hoffmstr. In: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 4. H., pag. 471—492, Taf. XXXIII.

Ehrlich, Krause, Mosse, Rosin, Weigert: Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. Berlin-Wien 1903.

Eisig H., Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. In Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. XVI, 1887.

Friedländer B., Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems von Lumbricus. In: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1. H., pag. 47—84, Taf. IX und X, 1888.

Friedländer B., Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. In: Mitt. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. IX, pag. 205—265, Taf. VIII, 1889.

— Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurms. In: Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. LVIII, 1894, pag. 660—693, Taf. XI.

— Über die Regeneration herausgeschnittener Teile des Zentralnervensystems von Regenwürmern. In: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVI, 2. H., pag. 249—283, Taf. XIII und XIV.

Grube A. E., Die Familien der Anneliden mit Angabe ihrer Gattungen und Arten. Berlin 1854.

Hatschek B., Beiträge zur Entwicklung und Morphologie der Anneliden. In: Sitzber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. LXIV, 1876.

— Studien zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. In: Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. I, 1878.

— Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888.

Havet J., Structure du système nerveux des annélides. La Cellule, Tome XVII, 1900, pag. 63—137, 7 Taf.

Hoffmeister W., Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig 1845.

Joseph H., Zur Kenntnis der Neuroglia. In: Anat. Anz., Bd. XVII, 1900, pag. 354 bis 357.

— Untersuchungen über die Stützsubstanz des Nervensystems. In: Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. XIII, 3. H., 1902, pag. 335—500, 2 Fig., 4 Taf.

Kodi T., Eine neue Methode zur Färbung des Zentralnervensystems. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIX, 1902, pag. 211.

Krawany J., Untersuchungen über das Zentralnervensystem des Regenwurms. In: Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. XV, 1905, pag. 281—316, 11 Fig., 5 Taf.

Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik. 3. Aufl., Berlin 1907.

Lenhossék M. v., Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. In: Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. XXXIX, 1892, pag. 102—136, Taf. V.

Leydig F., Die riesigen Nervenröhren im Bauchmark der Ringelwürmer. In: Zool. Anz., IX. Jg., 1886, pag. 591—597, mit 1 Fig.

— Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857.

Mallory F. B., Phospho-molybdic acid haematoxylon. In: Anat. Anz., Bd. VI, 1891, pag. 375—376, mit 1 Fig. Ref. in Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. VIII, 1891, pag. 341.

Michaelsen W., Oligochaeta. In: Das Tierreich, Bd. X, 1900.

Ramón y Cajal, Über einige Methoden der Silberimprägnierung zur Untersuchung der Neurofibrillen, der Achsenzylinder und der Endverzweigungen. In: Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. XX, 4. H., pag. 401—408.

Retzius G., Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Crustaceen. Biolog. Untersuch., Bd. I, 1890, pag. 1—50, Taf. I—XIV.

— Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Würmer. Biolog. Untersuch., Bd. II, 1901, pag. 1—28, Taf. I—X.

— Das Nervensystem der Lumbricinen. Biolog. Untersuch., Bd. III, 1902, pag. 1—16, Taf. I—VI.

Rohde E., Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. In: Zool. Beitr. herausg. v. A. Schneider, Bd. II, 1882, pag. 1—81, Taf. I—VII.

Schneider K. C., Vergleichende Histologie der Tiere. Jena 1902.
Spengel J. W., Oligognathus Bonelliae. In: Mitt. a. d. zool. Station zu Neapel. Bd. III, 1882, pag. 15—52, Taf. II—IV.
Vejdovský, F., Über die Entwicklung des Herzens von Criodrilus. In: Sitzber. d. königl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 1879.
— System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.
Wessely K., Die Lumbriciden Oberösterreichs. Linz 1905.

Tafelerklärung.

Die Abbildungen sind alle mit einem Zeissschen Zeichenapparat nach Abbe bei einer Tubuslänge von 150 *mm* auf Objektivhöhe projiziert. Sämtliche Figuren sind nach meinen Präparaten und Skizzen vom Universitätszeichenlehrer Herrn Adolf Kasper ausgeführt, dem ich für die angewandte Mühe und Sorgfalt vielmals danke.

(Die Angaben über Vergrößerungen beziehen sich auf ein Leitz-Mikroskop).

Allgemein gültige Bezeichnungen.

l = linke Kolossalfaser.
m = mediane „
r = rechte „
G schz = große Scheidenzelle.
Sch k = Kern einer großen Scheidenzelle.
K schke = „ „ kleinen „
m k = „ „ mittelgroßen Scheidenzelle.
nch z = Neurochordganglienzelle.
n fi = Neurofibrille.

Tafel I.

Fig. 1. Aus einem Bauchmarkquerschnitt des Hinterendes. Sublimat-Kochsalzlösung. Mallorysche Färbung. Ok. 7, Obj. 3.
Fig. 2. Aus einem Bauchmarkquerschnitt der mittleren Körperregion. Sublimat-Kochsalzlösung. Dreifärbung. Ok. 7, Obj. 2.
Fig. 3. Querschnitt durch das mediane Neurochord. Sublimat-Kochsalzlösung. Dreifärbung. Ok. 7, Obj. 2.
Fig. 4 und 5. Aus Querschnitten des Bauchstranges der mittleren Körperregion. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 2.
Fig. 6 und 7. Querschnitte durch die mittlere Kolossalfaser. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 3.
Fig. 8. Querschnitt durch alle drei Neurochorde der mittleren Körperregion. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 3.
Fig. 9. Querschnitt des linken Neurochords.
Fig. 10. „ „ rechten „
Beide: Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin Ok. 7, Obj. 4.

Fig. 11. Aus einem Bauchmarkquerschnitt des Hinterendes. Sublimat-Kochsalzlösung. Mallorysche Stückfärbung. Ok. 7, Obj. 4.

Fig. 12. Querschnitt durch die linke Kolossalfaser. Sublimat-Kochsalzlösung. Mallorys Stückfärbung. Ok. 7, Obj. 4.

Fig. 13. Querschnitt des rechten Neurochords. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 4.

Fig. 14. Sagittaler Längsschnitt durch eine rechte Kolossalfaser. *h g w* = ein Hüllgewebsbalken, der von der Neurochordscheide zum Neurilemm verläuft. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 3.

Fig. 15. Sagittaler Längsschnitt eines linken Neurochords. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 3.

Fig. 16. Aus einem Bauchmarkquerschnitte. Sublimat-Kochsalzlösung. Mallorys Stückfärbung. Ok. 7, Obj. 3.

Fig. 17. *Lumbricus*. Aus einem Bauchmarkquerschnitte. Dreifärbung. Ok. 7, Obj. 4.

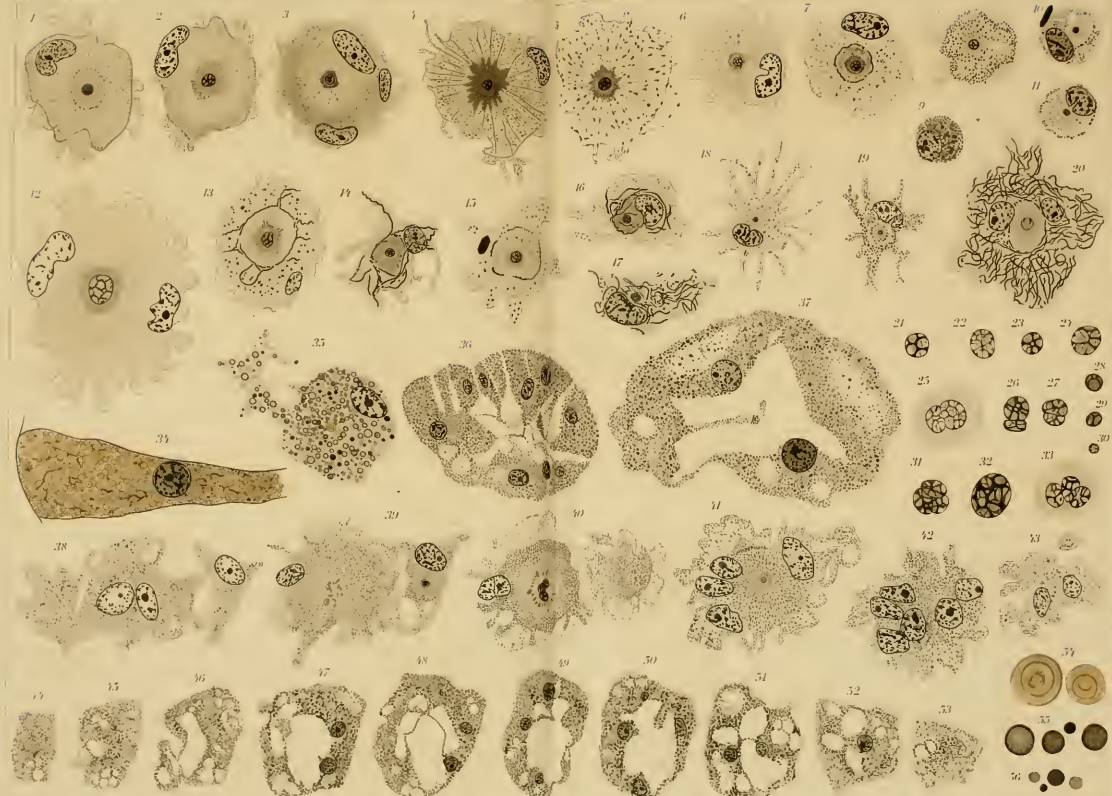
Fig. 18 und 19. Querschnitte durch regenerierte Neurochorde des Hinterendes. Sublimat-Kochsalzlösung. Eisenhämatoxylin. Ok. 7, Obj. 2.

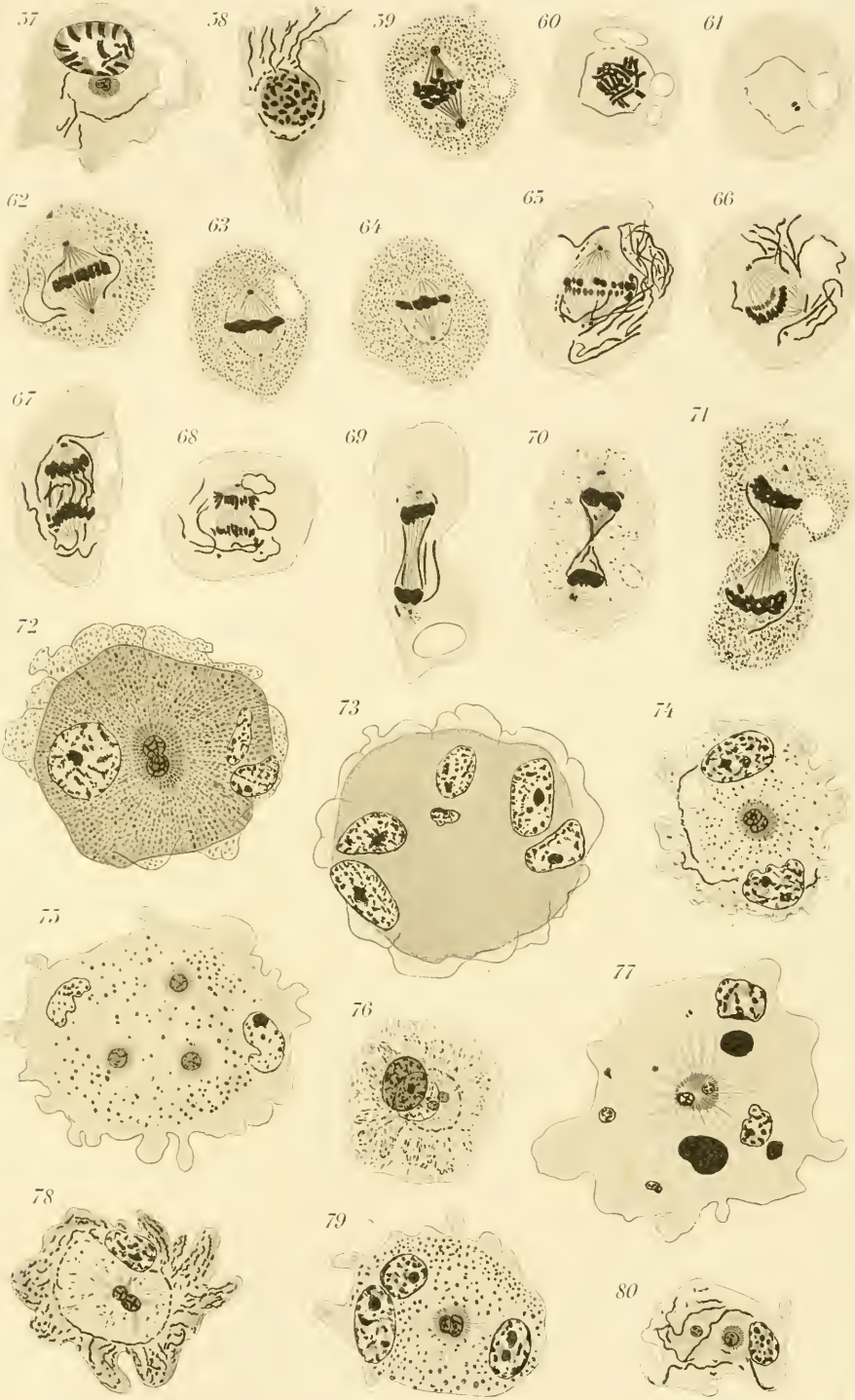
Wien, am 1. Juli 1908.

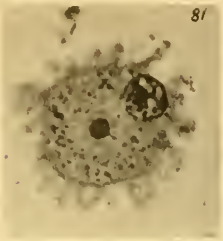
Nachtrag.

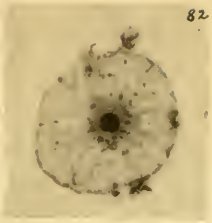
Ende Jänner 1910 fand ich *Criodrilus lacuum Hoffmstr.* im nördlichen Teile des Neusiedler Sees (u. zw. südlich von Neusiedl am See).

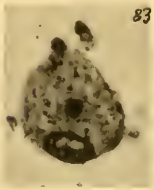
Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

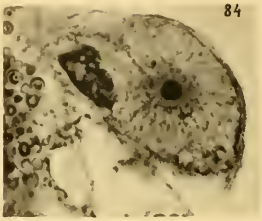


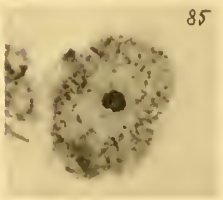

57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80

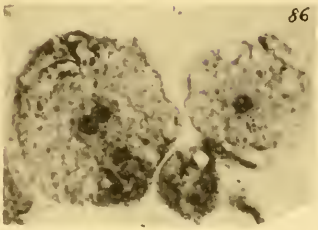

81

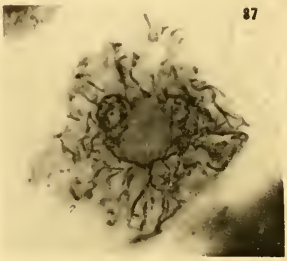

82

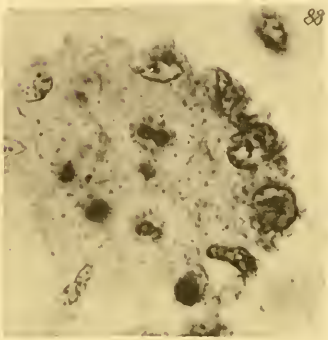

83

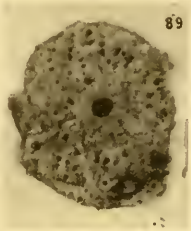

84

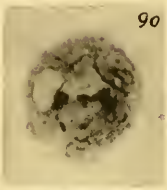

85

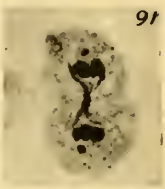

86

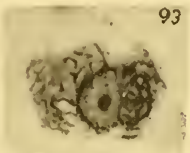

87

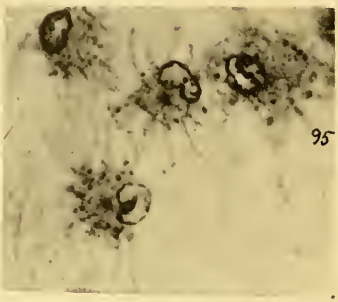

88

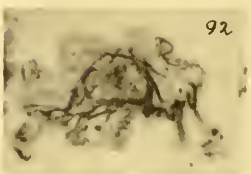

89

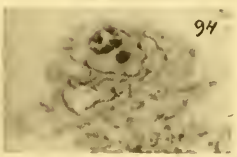

90

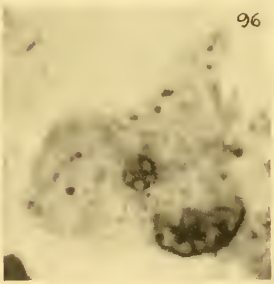

91

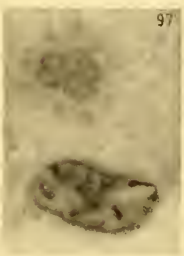

93

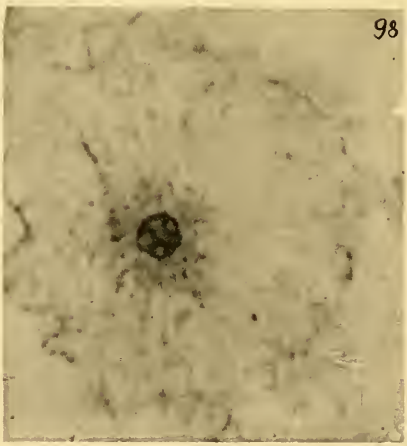

95

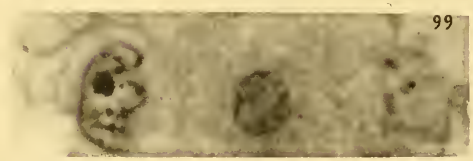

92


94


96


97


98


99

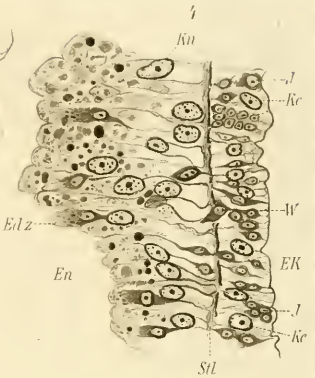
H. Joseph phot.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

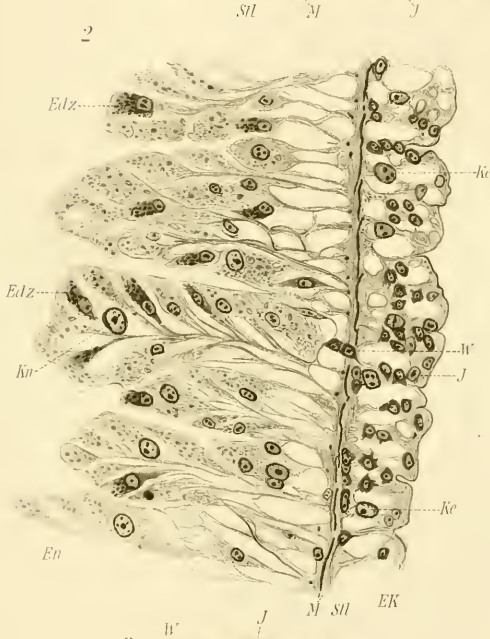
Verlag von Alfred Hölder, k. u. k. Hof- und Universitäts-Buchhändler in Wien.

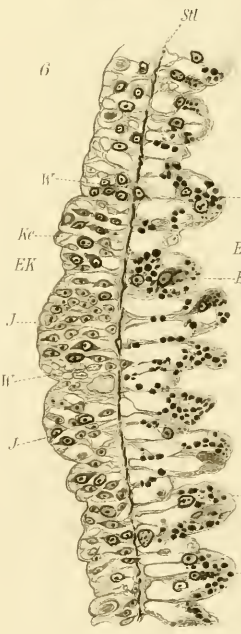
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

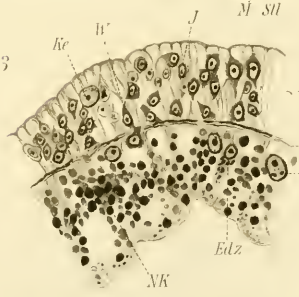
1
Kn
En
Edz
Xbz
EK
J
Eb
Nbz
J
J
Nbz
W
Edz
Ke
Stl
M
J

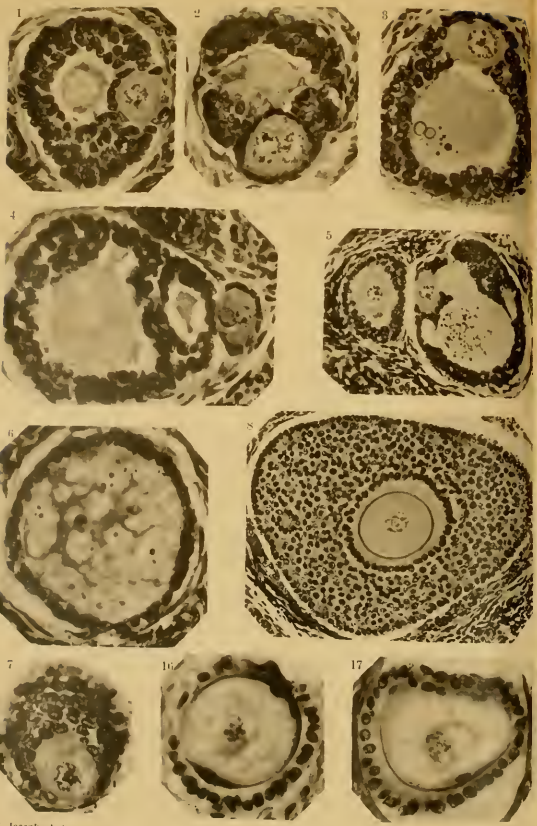

4
Kn
J
Ke
W
Edz
EK
En
J
Ke
Stl

5
Nbz
W
En
EK
Nbz
W
W
NK
J
Kn
M


2
Edz
Ke
Edz
W
Kn
J
Ke
En
M
Stl
EK


Stl
6
W
Kn
Ke
En
EK
Edz
J
W
J
Kn
Edz


3
Ke
W
J
EK
Stl
Kn
En
Edz
NK

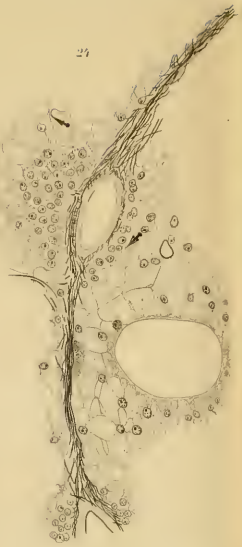


H. Joseph phot.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Alfred Hölder, k. u. k. Hof- und Universitäts-Buchhändler.

23

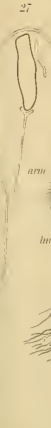


24

25

26

31



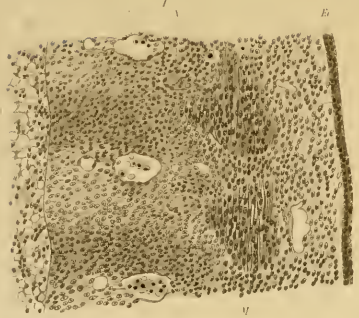
27

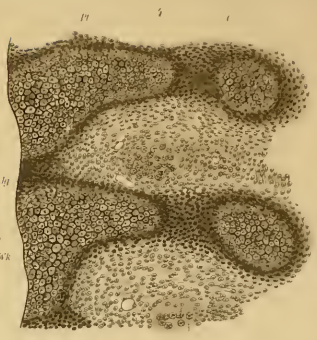
32

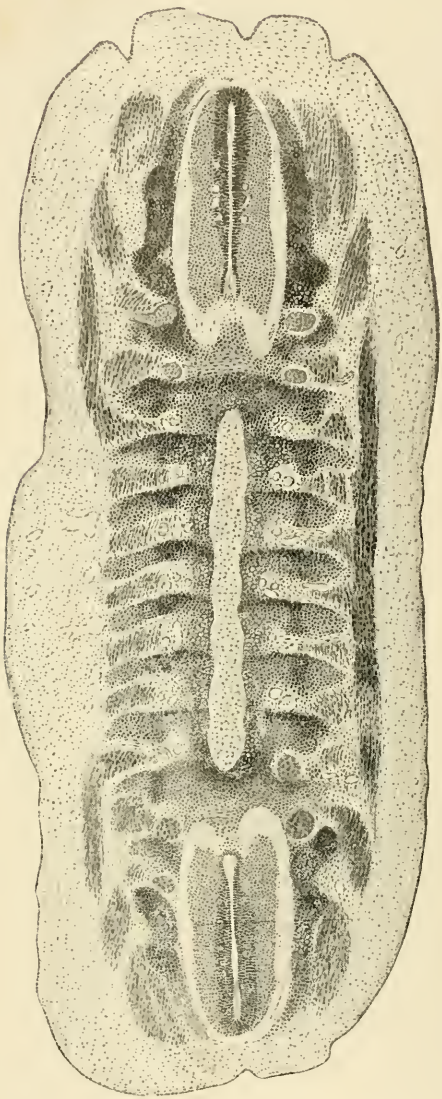
28

29

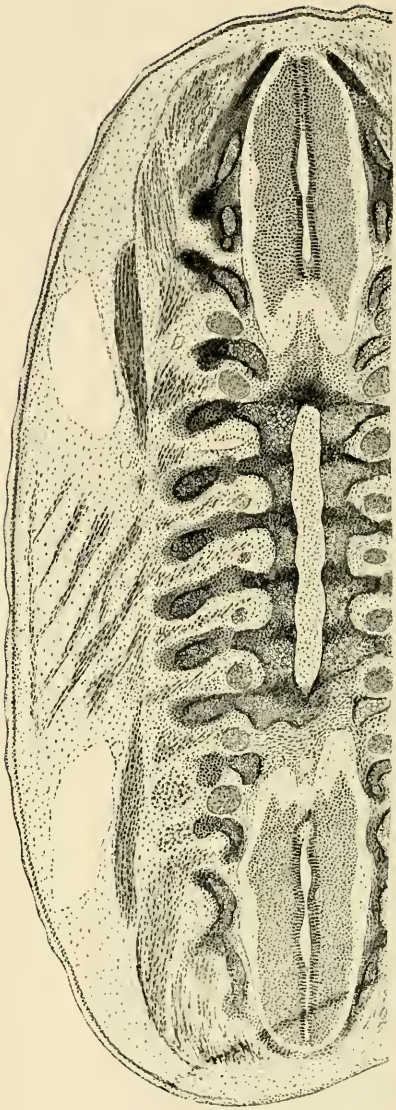
30







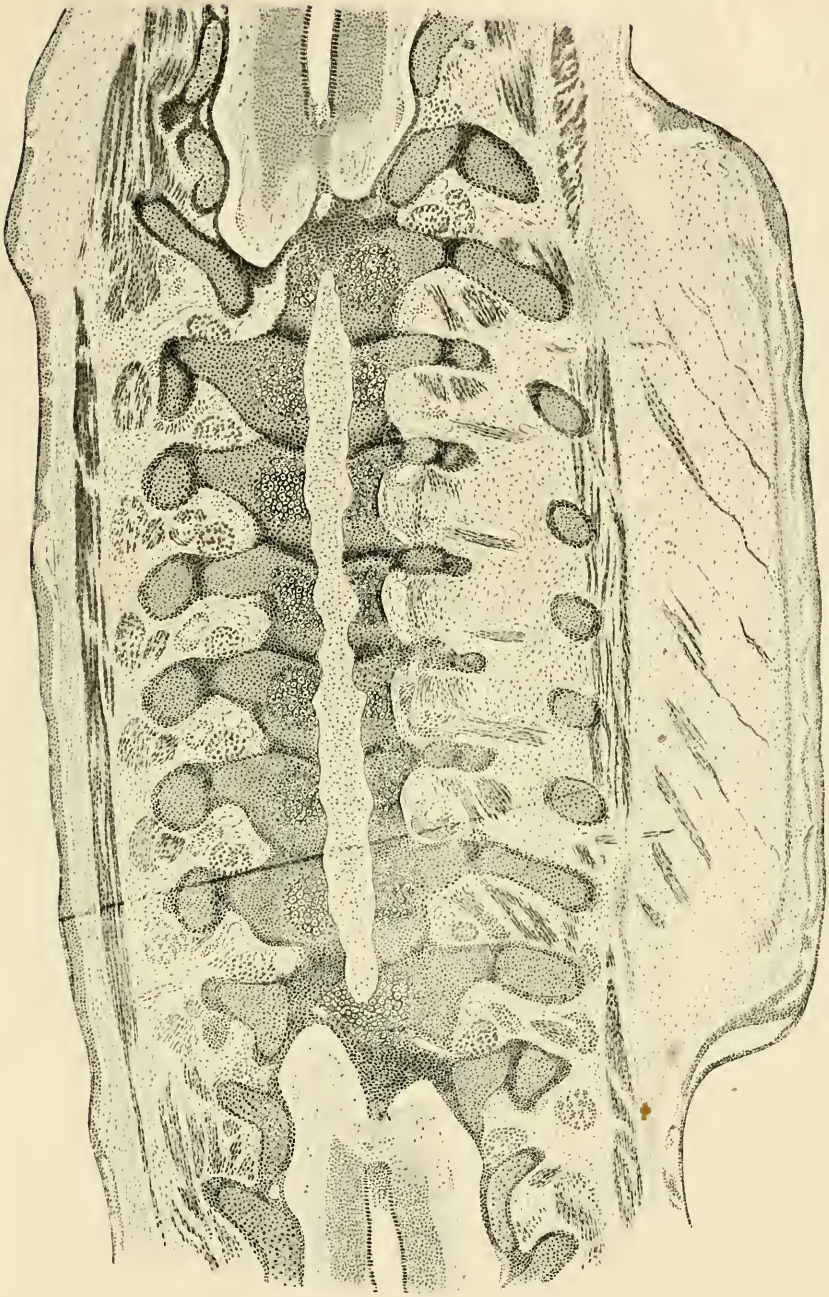
6.



7.

Adolf Kasper del.

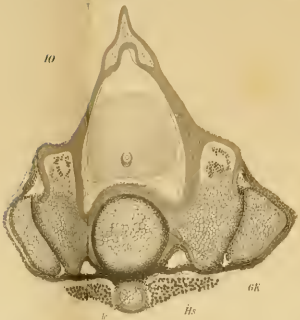
Verlag von Alfred Hölder, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

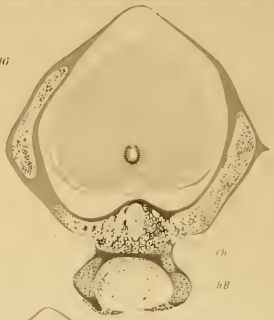


8.

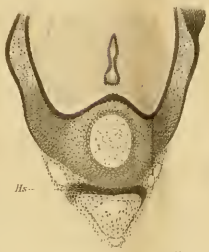
Druck von Gottlieb Gistel & Cie. in Wien

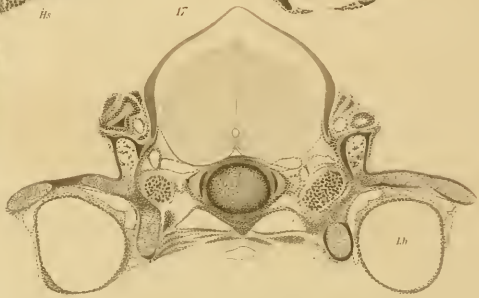
9
Mk

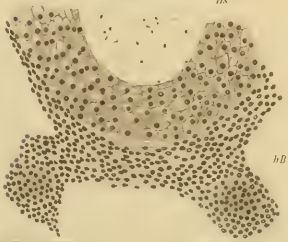

10
6K
Hs

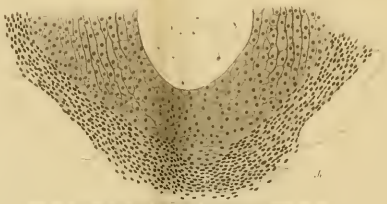

16
Gh
hB

12
Hs

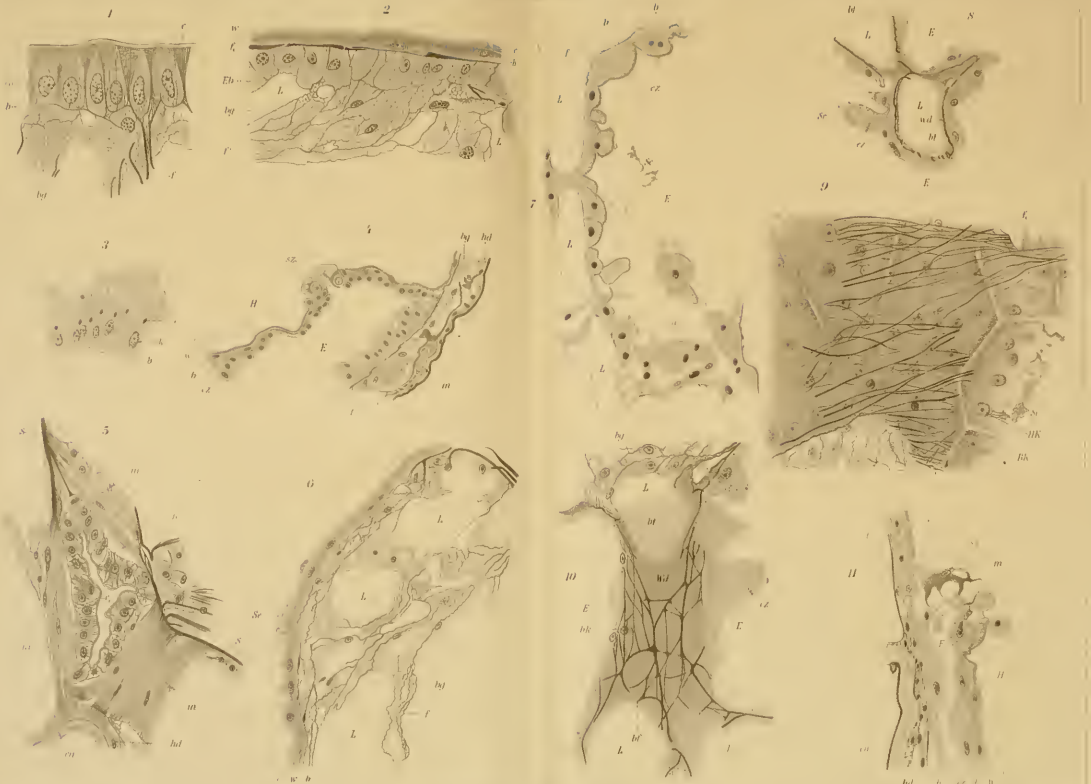

13
Hs


17
Lh


15
hB

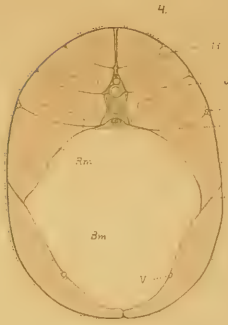

14
h

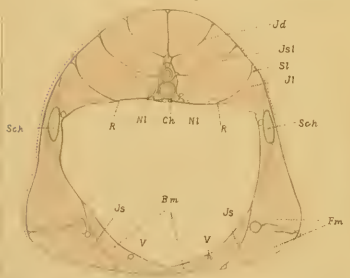
11
Gh
Fo


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11

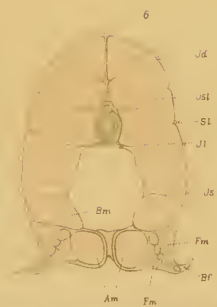
Rf
Fm
Sl
Sch
Gl
Fm
Gl
Fm
Brf
Sl
Rf

2
Sl
Rm
Gl
Bm
S
H
Ohm
Sch

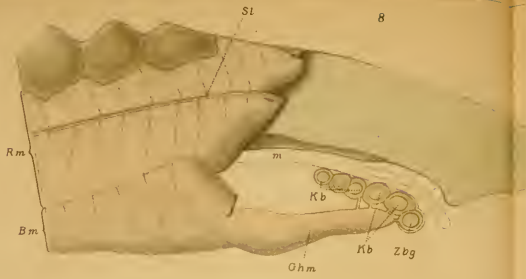

4
Jd
Jsl
Sl
Jl
Rm
Js
Bm
V

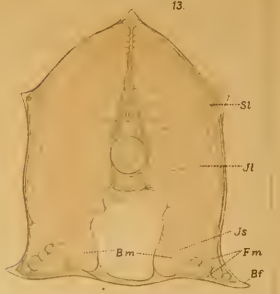

3
Jd
Jsl
Sl
Jl
Sch
R
Nl
Ch
Nl
R
Sch
Js
Bm
Js
V
V
Fm

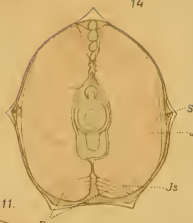
5
Sl
Jl
Js
Bm
Bk

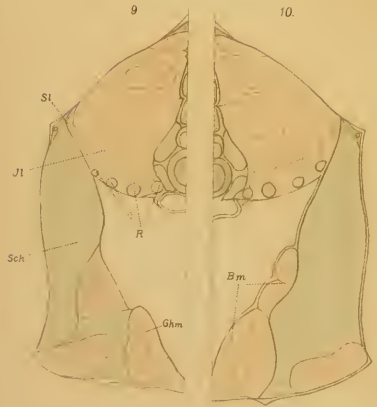

6
Jd
Jsl
Sl
Jl
Js
Bm
Fm
Bf
Am
Fm

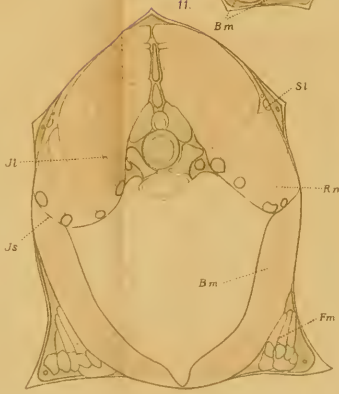
7
Jd
Jsl
Sl
Jl
Js
Bm

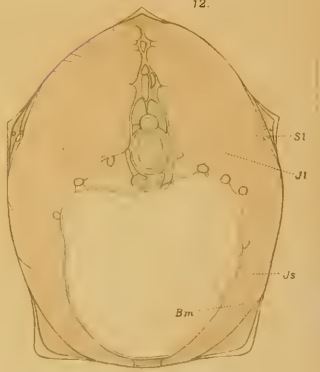

8
St
Rm
m
Kb
Bm
Kb
Zbg
Ghm


13.
St
Jl
Js
Bm
Fm
Bf

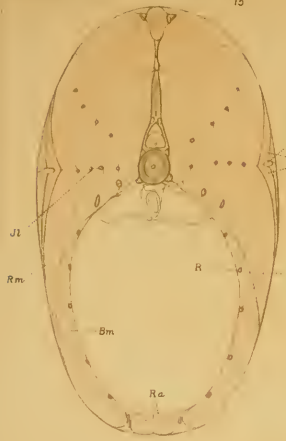

14
St
Jl
Js
Bm


9
10.
St
Jl
R
Sch
Bm
Ghm

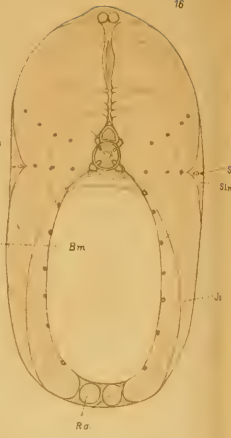

11.
Bm
St
Jl
Rm
Js
Bm
Fm


12.
St
Jl
Js
Bm

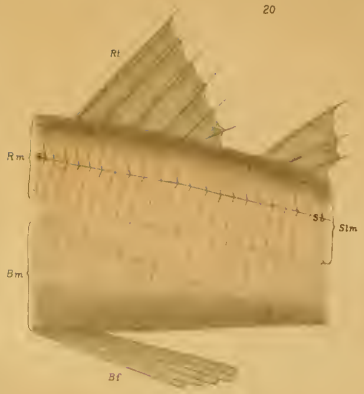
15



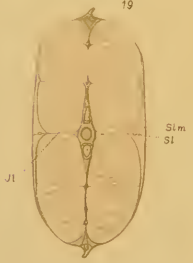
16



20

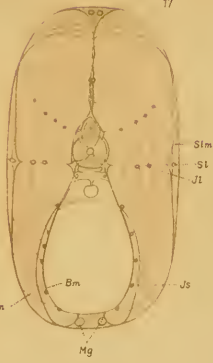


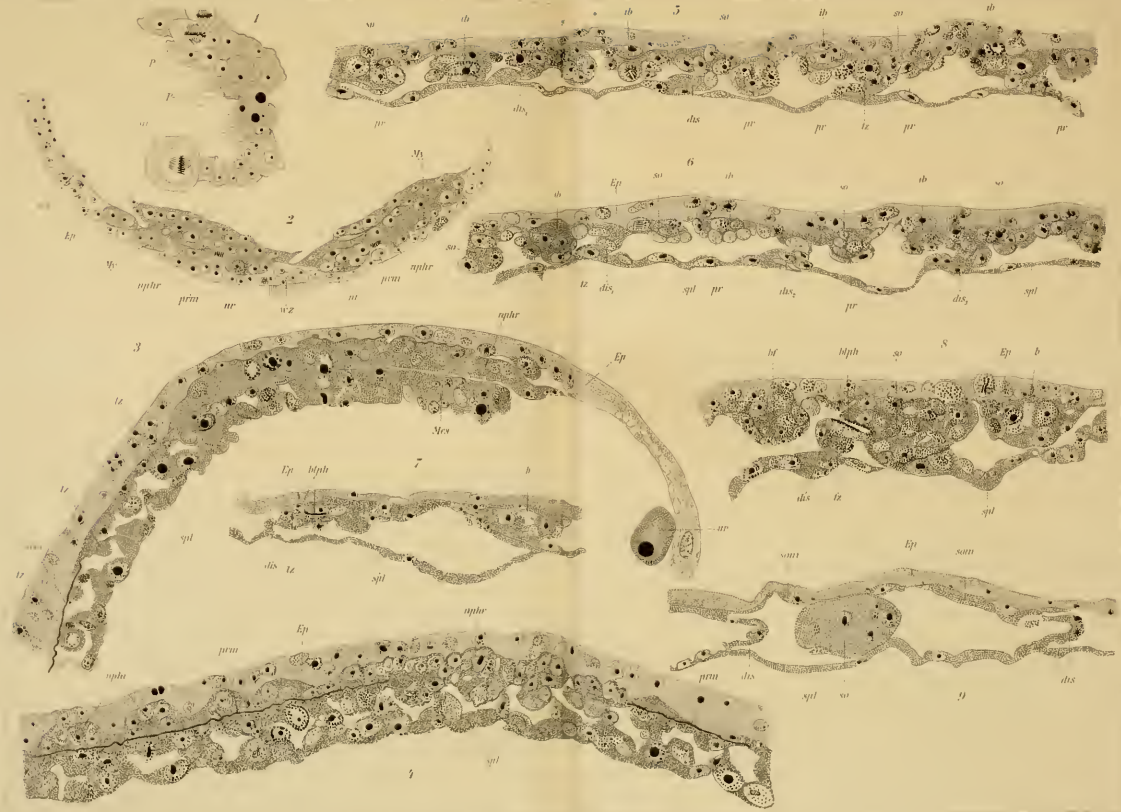
19

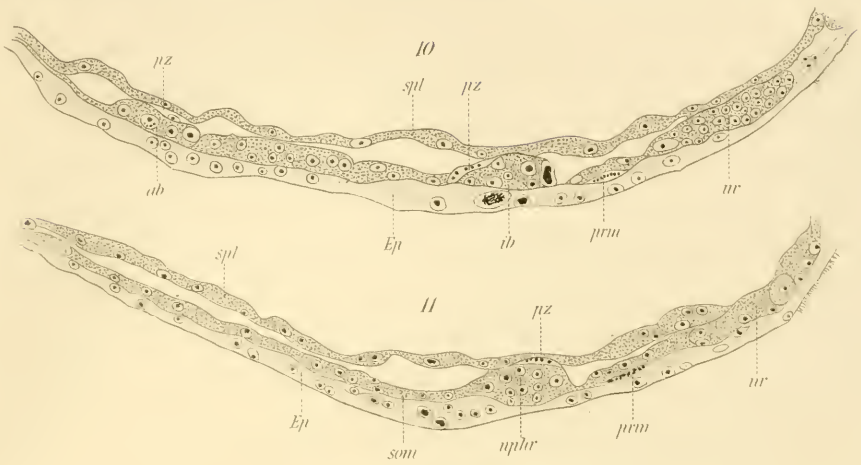


18

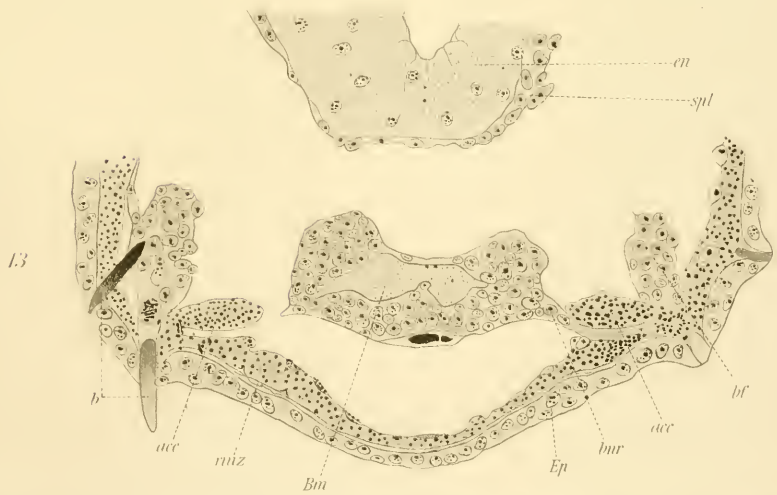
17




1
2
3
4
5
6
7
8
9
Ep
My
nphr
prm
nr
wz
ni
so
ib
pr
dis
tz
spl
Mes
bf
blph
b
som


10
pz
spl
pz
ab
Ep
ib
prm
ur
11
spl
pz
ur
Ep
som
uphr
prm

12
en
spl
som
acc
acc
Bm
Ep


en
spl
13
b
acc
muz
Bm
Ep
bmr
acc
bf

1
kschke
nchz
2
nchz
3
schk
4
m
5
m
r
6
7
8
schk
mk
9
l
Schk
10
l
m
Schk
11
n schz
12
l
13
14
n.fi
bgw
15
n.fi
16
17
m
r
Schk
18
a
b
nchz
19
b
a

MBL/WHOI LIBRARY
WH 1AXL S
1343